

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

NOËLLE DÉMEUSY

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA MUE DE PUBERTÉ DU DÉCAPODE
BRACHYOURE *Carcinus maenas* LINNÉ.

2^e THÈSE. — TÉLÉMORPHOSES ET TROUBLES PHYSIOLOGIQUES CAUSÉS SUR
LES VÉGÉTAUX PAR LE 2,4-D.

Soutenues le 8 Juin 1955 devant la Commission d'examen.

MM. A. VEILLET, *Président.*

P. REMY,

R. ÉCHEVIN, } *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

—
1958

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

NOËLLE DÉMEUSY

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA MUE DE PUBERTÉ DU DÉCAPODE
BRACHYOURE *Carcinus maenas* LINNÉ.

2^e THÈSE. — TÉLÉMORPHOSES ET TROUBLES PHYSIOLOGIQUES CAUSÉS SUR
LES VÉGÉTAUX PAR LE 2,4-D.

Soutenues le 8 Juin 1955 devant la Commission d'examen.

MM. A. VEILLET, *Président.*

P. REMY,

R. ÉCHEVIN, } *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

—
1958

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

Doyen : M. URION.

Professeurs :

- | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|
| MM. De MALLEMANN, Physique générale. | MM. GUÉRIN, Chimie Industrielle. |
| CORNUBERT, Chimie organique. | GAUTHIER, Mathématiques appliquées |
| URION, Chimie biologique. | ÉCHEVIN, Botanique. |
| LONGCHAMON, Minéralogie. | VEILLET, Biologie animale. |
| CHEVALLIER, Physique générale. | WAHL, Chimie organique industrielle. |
| REMY, Zoologie générale. | BARRIOL, Chimie théorique. |
| DELSARTE, Analyse supérieure. | GOUDET, Électronique. |
| ROUBAULT, Géologie. | BIZETTE, Physique. |
| LETORT, Chimie minérale. | OLMER, Physique appliquée. |
| DIEUDONNÉ, Mécanique rationnelle. | GODEMENT, Calcul différentiel et |
| DODE, Chimie physique. | intégral. |

Maîtres de conférences :

- | | |
|--|-------------------------------|
| MM. BOLFA, Minéralogie. | MM. FRÜHLING, Radiotechnique. |
| LEGRAS, Mathématiques générales. | COMOLET, Mécanique physique. |
| FAIVRE, Physique de l'État Métallique. | AVIAS, Géologie. |
| WERNER, Botanique. | DUBOIS, Chimie. |
| CHAPELLE, Physique. | GUILLIEN, Physique. |
| AUBRY, Chimie. | BESSON, Chimie minérale. |
| DAVID, Chimie biologique. | MANGENOT, Phytopathologie. |
| GIBERT, Physico-Chimie industrielle. | NICLAUSE, Génie chimique. |
| DELATTRE, Géochimie. | SERRE, Mécanique rationnelle. |
| GAYET, Physiologie. | LIONS, Calcul différentiel. |

Doyens honoraires : MM. HUSSON, CORNUBERT.

Professeurs honoraires :

- | | | |
|----------------|--------------|-------------|
| MM. E. DARMOIS | MM. LAFFITTE | MM. COURTOT |
| GUTTON | LERAY | LAPORTE |
| CROZE | HUSSON | EICHHORN |
| G. DARMOIS | MAUDUIT | CAPELLE |
| RAYBAUD | DONZELOT | |
| FALLOT | JOLY | |

Maîtres de conférences honoraires : MM. RAUX, LIENHART.

Secrétaire : M. LAPOINTE.

TRAVAUX DE LA STATION BIOLOGIQUE DE ROSCOFF

XLIV

RECHERCHES SUR LA MUE DE PUBERTÉ DU DÉCAPODE BRACHYOURE

CARCINUS MAENAS LINNÉ

PAR

NOËLLE DEMEUSY



SOMMAIRE

INTRODUCTION	258
MATÉRIEL ET TECHNIQUES D'ÉLEVAGE.....	260

PREMIÈRE PARTIE. — ÉTABLISSEMENT DE LA PUBERTÉ CHEZ LA FEMELLE DU CRABE *CARCINUS MAENAS*

Considérations générales sur la puberté des Brachyours. Mue de puberté.....	268
Chapitre I. — TRANSFORMATIONS MORPHOLOGIQUES LIÉES A LA PUBERTÉ DE LA FEMELLE DE <i>Carcinus maenas</i>	270
A. — Étude morphologique.....	270
1. Abdomen (p. 270). — <i>a</i>) Ornementation (p. 270). — <i>b</i>) Fonction (p. 276).	
2. Thorax (p. 277). — <i>a</i>) Forme (p. 277). — <i>b</i>) Taille (p. 277). — <i>c</i>) Couleur (p. 277).	
Résumé (p. 277).	
B. — Étude des variants sexuels.....	278
1. Abdomen (p. 282). — <i>a</i>) Croissance du 6 ^e segment abdominal (p. 282). — <i>b</i>) Croissance du rapport de féminisation III/V (p. 284). — <i>c</i>) Remarques sur le taux de croissance (p. 287).	
2. Pince (p. 289).	
Résumé (p. 290).	
C. — Mensurations complémentaires.....	291
D. — Détermination du rang de la mue de puberté.....	294
1. Méthode suivie (p. 295). — <i>a</i>) Élevages (p. 295). — <i>b</i>) Mues (p. 296). — <i>c</i>) Mesures (p. 297). — <i>d</i>) Détermination du rang des stades de départ (p. 297).	

2. Interprétation des résultats (p. 299). — a) Rang de la mue de puberté (p. 299). — b) Taille variable des femelles pubères (p. 299). — c) Comparaison avec les résultats de A. Veillet (p. 301).	
Conclusion	301
Chapitre II. — ÉTUDE DE LA MATURITÉ GÉNITALE ET DE SES RELATIONS AVEC LA MUE DE PUBERTÉ..	302
A. — Étude macroscopique de la maturation des ovaires.....	304
1. Résultats statistiques (p. 304).	
2. Résultats d'élevages réalisés parallèlement (p. 306).	
Résumé (p. 308).	
B. — Étude histologique de l'ovaire au moment de la mue de puberté.....	308
1. Avant la mue de puberté (p. 308).	
2. Après la mue de puberté (p. 309).	
CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE.....	310
DEUXIÈME PARTIE. — MISE EN ÉVIDENCE DE VARIÉTÉS RACIALES CHEZ <i>CARCINUS MAENAS</i>	
Chapitre III. — MORPHOLOGIE EXTERNE DU CRABE <i>Carcinus maenas</i> DE LA MANCHE ET DU CRABE DE LA MÉDITERRANÉE : COMPARAISON.....	312
A. — Céphalothorax	313
Sa forme (p. 313). — 1. Observations morphologiques (p. 313). — 2. Étude biométrique (p. 314). — Résultats (p. 322). — Conclusion (p. 327).	
Son ornementation (p. 328). — 1. Crabes adultes et juvéniles (p. 328). — 2. Jeunes stades (p. 331).	
B. — Appendices.....	334
1. Antennes (p. 334). — a) Longueur (p. 334). — b) Morphologie de l'article basilaire (p. 336).	
2. Antennules (p. 337).	
3. Appendices masticateurs (p. 338).	
4. Appendices ambulateurs (p. 339).	
C. — Abdomen.....	342
Chapitre IV. — CARACTÈRES BIOLOGIQUES DISTINCTIFS : MUE DE PUBERTÉ.....	344
A. — Observations sur la biologie du Crabe à Sète et à Roscoff.....	344
1. Taille limite des animaux adultes (p. 344).	
2. Maturité sexuelle (p. 345).	
3. Période de ponte (p. 346).	
4. Étude statistique (p. 346). — a) Matériel — Mesures — Graphiques (p. 346). — b) Résultats graphiques (p. 347).	
Conclusion	348
B. — Croissance comparée des stades juvéniles du <i>Carcinus maenas</i> de la Manche et de la Méditerranée.....	350
1. Taille des œufs (p. 350).	
2. Croissance individuelle des jeunes femelles (p. 353). — a) Élevages (p. 353). — b) Croissance des femelles de Sète (p. 353). — c) Croissance des femelles de Roscoff (p. 354). — d) Comparaison entre la croissance des femelles de chaque région (p. 356).	
3. Comparaison de la taille moyenne des stades juvéniles et de l'indice de féminisation moyen de chaque stade (p. 357).	
4. Croissance des Crabes de la Manche en Méditerranée (p. 362).	
Conclusion. — Discussion.....	363
C. — Hypothèse sur la différenciation du <i>Carcinus maenas</i> de nos côtes en deux sous-espèces méditerranéenne et atlantique.....	364
CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE.....	367

TROISIÈME PARTIE. — DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES
DE LA PUBERTÉ

Historique	359
Chapitre V. — RÔLE DES GONADES. Méthode d'étude directe.....	375
A. — Castration chirurgicale.....	375

B. — Implantations de gonades.....	376
1. Implantations d'ovaires (p. 379). — a) Implantations d'ovaires prélevés sur femelles prépubères (p. 379). — b) Implantations d'ovaires prélevés sur femelles adultes à un stade de maturation plus avancé (p. 380). — c) Implantations d'ovaires mûrs (p. 380).	
2. Implantations de testicules (p. 381).	
Discussion.....	382
C. — Injections d'extraits de gonades.....	383
1. Injections d'extraits ovariens (p. 383).	
2. Injections d'extraits testiculaires (p. 384).	
Conclusion. — Discussion.....	384
Chapitre VI. — RÔLE DES PÉDONCULES OCULAIRES. Méthode d'étude indirecte.....	386
A. — Action sur les gonades.....	387
1. Individus femelles (p. 387). — a) Femelles prépubères (p. 387). — b) Femelles juvéniles (p. 399).	
Remarque : Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la fréquence de la ponte (p. 402).	
2. Individus mâles (p. 403). — a) Animaux parvenant à la taille adulte après l'ablation (p. 404). — b) Animaux immatures (p. 406).	
Résumé (p. 409).	
B. — Action sur le développement des caractères sexuels externes.....	409
1. Individus femelles (p. 411). — a) Femelles juvéniles (p. 411). — b) Femelles prépubères (p. 421). — c) Femelles adultes (p. 424).	
2. Individus mâles (p. 427).	
Conclusion (p. 431). — Discussion (p. 431).	
CONCLUSION DE LA TROISIÈME PARTIE.....	435
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	441
BIBLIOGRAPHIE.....	443
TABLEAUX EXPÉRIMENTAUX.....	453

AVANT-PROPOS

Avant de commencer l'exposé de ce travail, j'ai la joie d'exprimer ici toute ma reconnaissance et mes plus vifs remerciements à M. le Professeur A. VEILLET. Sa connaissance parfaite du matériel d'étude et des lieux de pêche, ses conseils, ses nombreuses suggestions, ont guidé et facilité mes recherches. Son dynamisme, ses encouragements constants et l'esprit d'équipe de son laboratoire ont été pour moi autant de précieux soutiens.

Je tiens à assurer de ma profonde reconnaissance M. le Professeur P. REMY qui m'orienta vers la recherche scientifique. Je le remercie de l'intérêt qu'il n'a cessé de me témoigner, tant au cours de mes études que pendant la préparation de ce travail.

M. le Professeur L. FAGE a toujours accepté la charge de présenter mes notes à l'Académie des Sciences et m'a apporté son soutien auprès du Centre national de la Recherche scientifique. De plus, il a bien voulu accueillir la publication de ce travail dans les *Archives de Zoologie expérimentale et générale*. Je le prie de croire à ma respectueuse gratitude.

Je suis très reconnaissante à M. le Professeur P. DRACH d'avoir toujours facilité mes séjours à la Station biologique de Roscoff et d'avoir assumé auprès de moi, le rôle de parrain au C.N.R.S.

M. le Doyen MATHIAS m'a permis d'effectuer de très longs séjours à la Station de Sète et m'y a toujours réservé un très bon accueil. Je lui en suis très obligée.

Je tiens à remercier MM. les Chefs de travaux : EUZET de la Station de Sète, toujours prêt à faciliter mon travail, BOCQUET et LEVY de Roscoff, DURCHON de Luc-sur-Mer pour leur dévouement et leurs envois répétés de matériel.

Je dois beaucoup également à la serviabilité du personnel et des pêcheurs de ces différents laboratoires maritimes ainsi qu'aux pêcheurs de l'Étang de Thau et du Canal de la Peyrade.

MM. les Directeurs RAMALTHOS, ANDREU, RODRIGUEZ-RODA, DOHRN, des Instituts de Biologie marine respectifs de Lisbonne, Vigo, Grao-Castellon, Naples, le Docteur STAUBESAND de Hambourg, le Professeur SCHLIEFER de Kiel, ont bien voulu sacrifier un peu de leur précieux temps pour me procurer des Crabes du littoral de leur pays. Je les en remercie vivement.

Enfin, je n'oublie pas le personnel de la Faculté des Sciences de Nancy qui facilita grandement l'installation des élevages, ni l'aide amicale de mes camarades du laboratoire.

La publication tardive de ce travail rend inexacte la désignation de certains titres universitaires que nous avons mentionnés et nous tenons à nous en excuser. D'autre part, le mémoire ayant été rédigé en 1954, les récents travaux concernant l'endocrinologie des Crustacés ne peuvent évidemment y figurer.

INTRODUCTION

Le but de ce travail est d'éclaircir le phénomène de la « puberté » chez le Crabe enragé, *Carcinus maenas* Linné ¹.

Ce phénomène est assez complexe chez les Crustacés et présente, suivant les groupes, des modalités très diverses. On peut néanmoins le définir comme étant le passage d'une phase de vie juvénile à une phase de vie adulte au cours de laquelle l'animal est désormais capable de s'accoupler et de se reproduire.

Ce passage d'un mode de vie à l'autre est accompagné généralement par des transformations morphologiques qui affectent divers organes et qui, depuis longtemps, ont attiré l'attention des chercheurs car on a voulu voir là, comme chez les Vertébrés, une corrélation avec l'état des glandes génitales. Chez la femelle de *Carcinus maenas*, il est généralement admis que ce passage s'effectue par une mue spéciale, appelée « mue de puberté », au cours de laquelle on observe des variations brutales de la morphologie de l'abdomen.

Dans une première partie, je reprendrai l'étude des caractères déjà connus et susceptibles de définir cette mue. Je montrerai que seul l'accouplement de l'animal permet infailliblement de la reconnaître. En effet, de nombreux caractères, tenus jusqu'ici comme spécifiques de l'état pubère, peuvent exister déjà chez l'animal prépubère.

D'autres transformations postérieures intéressent l'animal adulte, principalement la pince de la femelle. Il est actuellement certain que la réalisation de la forme adulte parfaite se fait au cours de deux ou trois mues, la première d'entre elles étant définie par le décrochage de l'abdomen et l'accouplement. Je tenterai de déterminer le rang de cette mue spéciale.

J'étudierai ensuite les changements qui peuvent intéresser les gonades

1. *Carciniides* Rathbun (1897) = novum nomen pro *Carcinus* Leach (1814) (nec Latreille). Cependant le terme *Carcinus* a été conservé.

à ce moment critique et je montrerai que l'apparition des transformations morphologiques externes à la mue de puberté sont antérieures à la maturation génitale.

Dans une seconde partie, nous verrons que la puberté de la femelle de *Carcinus maenas* présente des variations importantes suivant les points géographiques où elle est étudiée. Ce caractère biologique, auquel s'ajoutent des caractères morphologiques certains, permet de distinguer les populations atlantique et méditerranéenne et de séparer deux races ou deux sous-espèces de *Carcinus maenas*. Aussi est-il très important de connaître l'origine de son propre matériel d'étude et de ne pas utiliser, ainsi que l'ont fait certains auteurs, des Crabes de régions diverses pour ce genre de recherches.

Dans une troisième partie, je tenterai d'étudier le déterminisme de l'apparition des caractères morphologiques liés à la puberté. Depuis longtemps on se demande si l'entrée en activité des gonades n'est pas responsable de leur développement. Après des implantations de fragments d'organes prélevés à différents stades d'évolution, je pense pouvoir affirmer qu'il n'existe aucune influence directe évidente de l'ovogenèse sur les caractères morphologiques de l'abdomen. Par contre, j'ai pu constater que les pédoncules oculaires sont nécessaires à la réalisation de certains caractères de la puberté. Bien que les ovaires subissent leur maturation, les caractères morphologiques n'apparaissent pas après l'ablation de ces organes.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

I. — Matériel.

Les recherches entreprises ont nécessité la récolte du Crabe *Carcinus maenas* à diverses étapes de sa croissance : mégaloques, premiers stades Crabes, stades juvéniles et animaux adultes.

Le matériel utilisé provient de deux stations géographiques principales : Sète (Hérault) et Roscoff (Finistère).

RÉCOLTE DES MÉGALOQUES.

A Sète, au printemps, les mégaloques sont parfois très nombreuses dans le plancton de l'Étang de Thau. C'est ainsi qu'en mars 1952 j'ai pu bénéficier d'une pêche planctonique très fructueuse effectuée par le laboratoire.

J'ai recherché ces larves également dans les herbiers de l'Étang où elles doivent se rendre pour subir leur métamorphose en jeunes Crabes.

A Roscoff, on les trouve dans les Ulves, derrière la Station biologique. Il suffit, une fois rentré au laboratoire, de laisser reposer les algues pendant quelques heures dans de grands cristallisoirs et de les examiner de préférence à la lumière artificielle. Les organismes vivants qui s'asphyxient montent à la surface et se dirigent vers la source lumineuse.

RÉCOLTE DES PREMIERS STADES.

A Roscoff, leur récolte se fait à marée basse. Le lieu de pêche idéal se trouve exactement derrière les hôtels. Dans les endroits les plus secs, sans algues, d'où la mer s'est retirée depuis quelque temps déjà, les stades I se tapissent entre les grains de sable.

A Sète, la technique est différente et les lieux et les époques de pêche sont beaucoup plus restreints. Alors qu'à Roscoff et à Luc-sur-Mer, en plein mois de juillet et août, les jeunes stades sont encore abondants,

ici il faut les récolter au début du mois d'avril. A la Fangade, petite baie tranquille de l'Étang de Thau, où les faibles marées et les variations de pressions suivies des vents marins ou du mistral se font sentir, les eaux basses laissent sur le rivage des tapis d'Ulves où pullulent les petits Crabes. Un peu plus tard, en mai et juin, on peut encore en récolter quelques-uns mais il est préférable alors de draguer le fond des herbiers. Il suffit de parcourir les endroits les plus accessibles du Degol, baie opposée à la Fangade, en pénétrant dans l'eau jusqu'à la ceinture et en tirant derrière soi une petite drague. Déposer le contenu du dragage sur le rivage et soulever délicatement le tas d'algues et de coquillages ; on trouve alors les plus petits individus tapis sur le sable.

RÉCOLTE DES INDIVIDUS JUVÉNILES ET ADULTES.

— A Sète, les individus juvéniles sont dragués dans les « Eaux Blanches » ou pêchés à la main sur les bords de l'Étang. Les femelles œuvées m'ont été fournies par les pêcheurs. Ils en capturent en effet des quantités importantes dans les filets qu'ils calent dans les canaux en octobre-novembre lors de la descente de ces animaux à la mer. Les plus petites femelles adultes appelées « Cranquettes » proviennent en grande partie du canal de la Peyrade.

— A Roscoff, les gros animaux sont récoltés dans les casiers par les pêcheurs de la Station biologique. J'ai pêché les plus jeunes dans les rochers découverts à marée basse (Ile Verte).

— J'ai été amenée, principalement pour des comparaisons d'ordre morphologique, à me procurer des animaux d'autres points géographiques des côtes de France et de l'Étranger.

En France : à Luc-sur-Mer les adultes proviennent du port de Ouistreham, alors que les jeunes stades sont récoltés aux environs du laboratoire.

A Banyuls-sur-Mer, j'ai pêché quelques spécimens sous les pierres, au bord de la jetée, près de la Station.

Des envois m'ont été effectués par le laboratoire d'Arcachon.

Différents laboratoires étrangers ont eu l'amabilité de me faire parvenir du matériel conservé dans le formol. Ce sont, sur les côtes de la Baltique et de la Mer du Nord, le laboratoire de Kiel et la Station biologique Helgoland de List-sur-Sylt (Hambourg) ; sur les côtes méditerranéennes, la Station zoologique de Naples et l'Institut des Pêches.

de Grao-Castellon (Espagne) ; sur les côtes atlantiques, le laboratoire de Vigo (Portugal) et l'Institut de Biologie marine Cais do Sodré de Lisbonne.

II. — Techniques d'élevage.

INTÉRÊT DE L'ÉLEVAGE.

L'élevage des animaux m'a paru nécessaire et intéressant à deux points de vue :

— Il permet de reprendre certaines études, notamment celles de la puberté sur des animaux suivis au cours de plusieurs mues successives et de vérifier si les résultats obtenus sont en accord avec ceux qu'apporte la méthode statistique utilisée dans les travaux antérieurs.

— D'autre part, les élevages de longue durée ne peuvent manquer d'apporter de nouveaux résultats, principalement dans le domaine de la recherche expérimentale.

— Remarquons toutefois que les phénomènes observés dans la nature et dans les élevages ne peuvent être tout à fait comparables. Il est en effet presque impossible de retrouver dans un élevage des conditions identiques à celles du milieu naturel : la température, en particulier, peut présenter de sérieuses divergences et ne pas suivre les mêmes variations. On sait également que la captivité peut agir sur les délais du cycle d'intermue, et les individus conservés pendant plusieurs mois en élevage n'ont certainement plus le même rythme de mue que dans la nature.

ÉLEVAGE DES MÉGALOPES ET DES JEUNES STADES I ET II.

Chaque animal est isolé dans un petit cristalliseur ou une boîte de Pétri rempli d'eau à mi-hauteur.

Certaines précautions sont à prendre : l'eau doit être renouvelée très régulièrement ; réapprovisionner en une eau de température très voisine ; éviter d'exposer les récipients au soleil ; les tenir à l'abri de la poussière en les recouvrant presque entièrement d'une lame de verre.

On peut chercher à créer un milieu d'élevage se rapprochant du milieu biologique naturel en garnissant chaque petit bac de quelques débris d'algues ou d'Hydrozoaires que l'on remplacera tous les deux ou trois jours. Ils permettent aux animaux de se fixer et facilitent leurs mues.

Nourriture. — Mégalopes et jeunes stades sont nourris avec du muscle de Moule haché très finement. Avant de renouveler la nourri-

ture, il importe d'enlever les débris de la veille dont la fermentation très rapide pollue l'eau. Une irrégularité dans l'apport de nourriture est généralement très mal supportée par ces jeunes stades alors que des Crabes plus âgés résistent très bien à une reprise de l'alimentation après deux ou trois jours de jeûne.

Dès que le stade III est atteint, je les transfère en eau courante.

ÉLEVAGE DES INDIVIDUS JUVÉNILES ET ADULTES.

J'ai utilisé un dispositif d'élevage démontable et facile à transporter dans les laboratoires maritimes, dispositif décrit par VEILLET et DEMEUSY (Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco, 1951). Je donnerai ici quelques renseignements supplémentaires.

1. — Le dispositif d'élevage des jeunes stades comprend essentiellement une armature de bois et une série de gobelets en matière plastique.

a) *Armature.*

— Une planchette sert de base de fixation à une rangée de piles de verres. Les dimensions sont fonction du nombre de piles que l'on désire mettre en circulation.

— Deux montants latéraux fixés au socle.

— Une planchette supérieure, elle-même fixée aux montants, est percée de trous à intervalles réguliers. Dans chaque trou passe exactement un petit tube de verre de 4 mm de diamètre et de 35 mm de longueur. Ce tube pénètre dans un tube de caoutchouc qui court le long de la planchette.

b) *Gobelets.*

Nous nous servons de gobelets en matière plastique transparente s'emboîtant les uns dans les autres. A 2,5 cm du fond sont percées deux lignes horizontales de trous de 1 à 2 mm de diamètre. Les gobelets sont numérotés et empilés par cinq ou dix. L'eau arrive dans le gobelet supérieur, le remplit jusqu'à la ligne de trous inférieurs, passe par les orifices et tombe dans le gobelet inférieur qu'elle remplit et ainsi de suite. Dans chaque godet on place un animal : il reste donc dans l'eau courante et il est enfermé entre deux récipients. En cas d'arrêt de la circulation, les gobelets ne se vident pas et, de plus, les animaux ne peuvent s'échap-

per. Si la ligne inférieure de trous est obstruée, le niveau monte jusqu'à la deuxième située à 2 mm au-dessus.

Les piles de gobelets sont placées en ligne les unes à côté des autres, et fixées à la planchette de base par une vis qui traverse le fond du dernier verre de chaque pile. Bien des ennuis sont ainsi évités lors du nettoyage

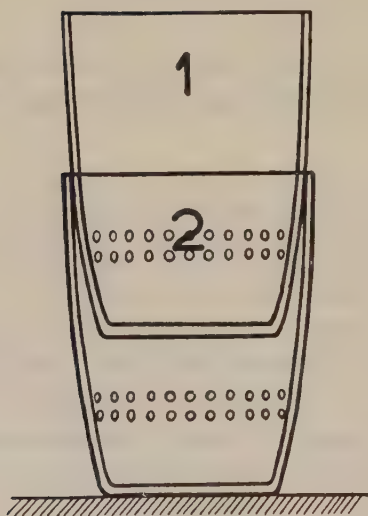
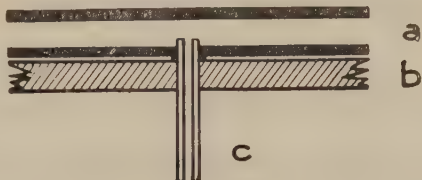


FIG. 1. — Gobelets servant à l'élevage des jeunes animaux.
a : tube de caoutchouc ; b : planchette de bois ; c : tube de verre ($\times 1/2$).

des animaux. Les gobelets sont alimentés par le tube de caoutchouc fixé sur la planchette supérieure et on peut facilement régler le débit de l'eau à l'aide d'une pince de Mohr (fig. 1).

Pour nourrir les animaux et les examiner en détail, les gobelets sont séparés les uns des autres, les déchets de nourriture enlevés, la nourriture fraîche fournie (débris de manteau ou de muscles de Moules, débris de coquillages) et, après examen, la pile est reconstituée et remise en place. Finalement, l'entretien de cette installation est des plus faciles.

2. — Pour l'élevage des gros individus nous disposons de beurriers (en matière plastique transparente) (fig. 2). Suivant la taille des animaux étudiés il est possible de choisir parmi les deux dimensions suivantes : boîte carrée de 11,5 cm de côté et 5,5 cm de haut, boîte rectangulaire de 20 cm de long et 10 cm de large et 8 cm de haut. Pour les Crabes de dimension moyenne (2 cm de longueur), nous avons utilisé les boîtes carrées.

Sur deux faces opposées, on perce avec une mèche un orifice de 11 mm à la hauteur désirée et deux boîtes sont réunies par un bout de tube

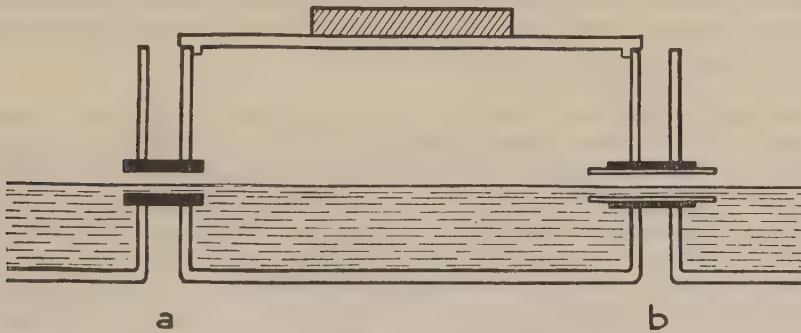


FIG. 2. — Récipient servant à l'élevage des gros Crabes.

a : union de deux boîtes par un tube de caoutchouc ; *b* : union de deux boîtes par tube de verre et caoutchouc ($\times 1/2$).

de caoutchouc genre caoutchouc butane, de diamètre 11,5-6 mm, de 20 mm de long ou bien par un bout de tube de caoutchouc de diamètre 10-7, de 20 mm de long dans lequel on passe un petit tube de verre bordé aux deux extrémités, de diamètre 8-6 mm, de 3 cm de long. L'union présente assez de souplesse pour que l'une des boîtes puisse se déplacer latéralement par rapport à la suivante. Un couvercle est posé sur chaque boîte et maintenu en place par un plomb ou par une masse quelconque. Les boîtes sont disposées en ligne de vingt. L'eau arrive par la première et est recueillie après la dernière, le débit étant réglé par une pince ou un robinet de façon à éviter les débordements. On peut très bien réunir les boîtes entre elles par des tubes de diamètres intérieurs plus gros que ceux qui ont été utilisés dans notre élevage.

CIRCULATION D'EAU DE MER EN CIRCUIT FERMÉ.

A Nancy, l'élevage des animaux a nécessité l'installation d'une circulation d'eau de mer utilisée par l'équipe de chercheurs du laboratoire.

Nous l'avons réalisée en collaboration avec FRENTZ et LENEL. J'en donnerai un rapide schéma. L'eau de mer circule évidemment en circuit fermé. Elle est stockée dans une cuve à parois internes vitrifiées. Cette réserve d'eau de 50 hectolitres se trouve dans une pièce située au-dessus de la salle d'élevage. La cuve, fermée de toutes parts, présente trois orifices : un orifice supérieur pour l'arrivée d'eau, un orifice inférieur pour sa sortie et un « trou de visite ».

Un tuyau de plomb est abouché à la sortie de la cuve et descend à la pisciculture où, fixé horizontalement au mur, il se ramifie en une dizaine de canalisations plus étroites et verticales. Chaque canalisation se termine par un tuyau de caoutchouc muni d'un robinet en ébonite et qui alimente les divers élevages.

L'eau qui a parcouru les nombreuses boîtes du dispositif d'élevage est canalisée vers une cuve de réception. Lorsque le niveau est maximum, un système automatique met en marche un compresseur. L'air comprimé remonte le liquide dans la cuve supérieure. Le tube d'arrivée d'eau ne doit pas plonger dans la cuve car on peut toujours craindre un amorçage du siphon qui pourrait ainsi se produire. Décrivons rapidement le système qui permet de mettre en marche le compresseur. Il est basé sur le fait qu'en s'élevant le niveau d'eau de la cuve de réception déplace un ballon vide. Une tige solidaire du ballon, par son mouvement ascendant déclenche un contacteur à mercure qui établit le courant nécessaire pour la mise en marche du compresseur. Dès que le niveau d'eau de la cuve est celui pour lequel le ballon n'est plus soumis à aucune poussée, le ressort se détend brusquement et le contact est coupé.

Ce système permet ainsi de n'exercer aucune surveillance sur la mise en route du compresseur.

La même eau étant continuellement en service, nous la filtrons. Le filtre est placé dans le circuit, à la sortie de l'alimentation en eau des boîtes de l'élevage. Il se compose d'un récipient à deux tubulures : une entrée supérieure et une sortie horizontale inférieure. Nous l'avons garni de gravier et de charbon activé : de bas en haut, une couche de gros gravier, une couche de gravier moyen, une couche de charbon activé. Sur le charbon, pour éviter qu'il ne surnage, une couche de sable fin, quelques gros graviers et, enfin, une pellicule de laine de verre, très utile, qui retient les plus grosses impuretés et qui, changée régulièrement, permet un entretien facile et rapide du filtre.

Si, dans un élevage réalisé au bord de la mer, avec une eau continuellement renouvelée, le simple contact de l'eau de mer avec l'air ambiant est suffisant, à Nancy il nous a paru utile d'oxygéner l'eau et elle l'est par l'intermédiaire du compresseur.

Nous avons été amenés, pour la bonne conduite de certaines expériences ou simplement pour la conservation des Crabes méditerranéens dans des conditions aussi proches que possible des conditions naturelles, à chauffer l'eau. Le chauffage a deux sources principales :

— chauffage de l'eau de la cuve réservoir : un radiateur à gaz est placé à l'opposé de la sortie de l'eau de la cuve. Il est réglé automatiquement par un thermostat.

— chauffage de la salle d'élevage à l'aide d'un aérotherme réglé automatiquement également par thermostat. L'air ambiant ainsi tempéré évite une déperdition trop forte de chaleur au cours du circuit de l'eau dans l'élevage.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTABLISSEMENT DE LA PUBERTÉ
CHEZ LA FEMELLE DU CRABE *CARCINUS MAENAS*CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA PUBERTÉ
DES BRACHYOURES. MUE DE PUBERTÉ

L'idée de puberté chez les Crustacés est en fait assez imprécise. S'agit-il d'une période de leur vie au cours de laquelle ils acquièrent la maturité des glandes génitales ? S'agit-il d'une période caractérisée par l'acquisition des derniers caractères sexuels, réalisant ainsi la forme adulte définitive ? Ou peut-on y voir simplement le fait qu'un animal soit capable de s'accoupler ?

On a toutefois très bien défini chez la plupart d'entre eux et en particulier chez les Brachyours, la mue de puberté.

Bien des auteurs avaient remarqué une différence d'aspect entre l'abdomen des jeunes femelles et celui des femelles adultes (PFEFFER, 1890, chez *Neptunus*, OKADA et MIYASHITA, 1935, chez *Eriocheir japonicus*, ATKINS, 1926, chez *Pinnotheres pisum*), différence qui correspond certainement à cette mue critique dont ils ignoraient l'existence. C'est aussi le cas de MORGAN (1923) qui signale chez quatre Catométopes une zone de tailles, propre à chacun, où l'on peut trouver à la fois des femelles à abdomen large et des femelles à abdomen étroit.

C'est PEREZ qui, en 1928, emploie pour la première fois le terme de métamorphose de puberté, dans une note sur « l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyours ». Lorsque les jeunes femelles arrivent à la puberté et sont sur le point d'être fécondées pour la première fois, dit-il, elles subissent une mue spéciale où à la fois les pléopodes acquièrent leurs caractères définitifs et où l'appareil d'accrochage disparaît ou tout au moins s'oblitére à tel point qu'il cesse nécessairement d'être fonctionnel.

Au cours des années suivantes, ce même auteur apporte des détails

précis sur l'ornementation des femelles de plusieurs Brachyours et de quelques Galathéidés au moment de leur mue de puberté. Il décrit la forme de l'abdomen, la pilosité, les pléopodes, l'appareil d'accrochage de *Pachygrapsus marmoratus* (1933). Il insiste particulièrement sur le cas des Oxyrhynques [*Macropodia rostrata* (1929 a)] chez lesquels ces transformations sont les plus accusées.

Simultanément à ces observations, l'étude de la croissance relative des organes sexuels révèle l'existence de certaines particularités au moment de cette mue.

En 1933, TEISSIER étudie pour la première fois la croissance relative des appendices et de l'abdomen chez l'Oxyrhynque *Macropodia rostrata*. Chez le mâle comme chez la femelle, il indique une « mue imaginale » assimilée à la mue de puberté de PEREZ. La femelle présente un saut brusque dans la croissance de l'abdomen et peu de temps après, la maturité sexuelle s'établit. Chez le mâle, la pince devient volumineuse.

Il s'intéresse également à *Maia squinado* (1935 b) dont la vie peut se diviser en trois étapes chez le mâle comme chez la femelle. La croissance est marquée par deux mues critiques, la seconde étant la plus intéressante : c'est la dernière mue de l'animal ; après elle, la maturité sexuelle est atteinte, certains organes (abdomen, pince) subissent des changements très importants et de ce fait atteignent leur forme adulte définitive.

D'innombrables travaux seraient à signaler chez d'autres Brachyours. Ils mettent tous en évidence des variations importantes dans la croissance de quelque organe sexuel au moment de la puberté (DRACH, 1933, chez *Portunus puber* ; 1934, chez *Carcinus maenas* ; 1936, chez *Cancer pagurus*, *Xantho floridus*, *Carcinus maenas*, *Pilumnus hirtellus* ; VEILLET, 1945, chez *Carcinus maenas* ; HOESTLANDT, 1948, chez *Eriocheir sinensis*). A ces variations, on a voulu donner une interprétation biologique basée sur l'apparition de la maturité génitale.

Ce sont ces observations sur la morphologie externe et sur l'état des glandes génitales que je vais reprendre sur le Crabe *Carcinus maenas*, au cours des chapitres I et II.

CHAPITRE I.

TRANSFORMATIONS MORPHOLOGIQUES LIÉES A LA PUBERTÉ
DE LA FEMELLE DE *CARCINUS MAENAS*

A. — Étude morphologique.

D'après les travaux de PEREZ (1928), il n'est pas très difficile d'observer la mue de puberté chez *Carcinus maenas*. Elle est beaucoup plus facilement reconnaissable chez les femelles que chez les mâles, ceux-ci gardant définitivement leurs caractères somatiques du jeune âge. Elle s'accompagne toujours de l'accouplement et les femelles sont alors fécondées pour la première fois. Elle se place à un âge où la carapace atteint 20 à 25 mm. DRACH (1934) note que chez les femelles immatures la pigmentation de l'abdomen est assez claire, intermédiaire entre celle de la face ventrale et celle de la face dorsale du céphalothorax. Après la mue de puberté, sa pigmentation participe d'emblée à la teinte plus sombre de la face dorsale. VEILLET (1945) caractérise cette mue par le décrochage de l'abdomen, une augmentation de sa coloration, un allongement de la bordure de soies et par l'accouplement. Les segments abdominaux s'incurvent dans les deux sens et forment une auge. Les pléopodes deviennent plus longs et leurs soies peuvent dépasser le contour de l'abdomen. Cet auteur remarque qu'il peut toutefois exister des variations dans l'intensité de ces modifications, surtout en ce qui concerne la taille des soies et la coloration.

Recherches personnelles.

J'ai repris cette étude en réalisant un petit élevage d'une douzaine de femelles impubères de Luc-sur-Mer et j'ai suivi séparément chaque animal. J'ai pu ainsi observer les modifications suivantes :

1. — ABDOMEN.

a) *Ornementation.*

Soies. — L'abdomen des exuvies de femelles impubères examinées à la loupe binoculaire est généralement bordé de soies très courtes.

A l'œil nu la bordure des segments apparaît glabre. A la puberté le changement est très brutal et l'abdomen présente un aspect nouveau : il est bordé d'une large frange de soies souples, plus longues sur les trois derniers segments et le telson (fig. 3 et 3 bis).

Il arrive toutefois que l'on se trouve en présence de femelles qui ne présentent pas ce type normal. Leurs soies sont plus courtes et, parfois, leur longueur ne dépasse pas la moitié de celles des soies de femelles normales (fig. 4). J'ai essayé de rapprocher ces observations de celles



FIG. 3. — Exuvie d'une femelle qui vient de faire sa mue de puberté.

faites par G. CORNUBERT (1954 b) chez le Catométope *Pachygrapsus marmoratus*. Chez ce Crabe, on peut distinguer deux sortes de femelles adultes d'après la longueur des soies de bordure de l'abdomen, mais il existe ici une relation avec le développement génital : les femelles adultes qui vont pondre acquièrent des soies encore plus développées que les femelles adultes au repos sexuel. Ce n'est pas le cas cependant de *Carcinus maenas* car on peut trouver des femelles œuvées à soies très courtes. On y verrait plutôt un rappel du même fait observé par HOESTLANDT chez *Eriocheir sinensis* (1948). Durant l'intermue qui précède la mue de puberté, il arrive que le manchon de soies des pinces mâles ou l'élargissement brutal de l'abdomen femelle apparaissent de façon incomplète

et l'auteur a qualifié les animaux obtenus de « pseudo-adultes ». D'où provient cette formation incomplète ? *Carcinus maenas* et *Eriocheir sinensis* ont peut-être présenté au cours de leur évolution des caractères périodiques comme c'est le cas chez *Pachygrapsus marmoratus* (soies plus longues au moment de la reproduction). Ces caractères périodiques seraient devenus permanents selon une ancienne hypothèse émise par NOUVEL (1932) et auraient supplanté les autres caractères (soies courtes). Des vestiges de ces derniers persisteraient chez certains individus.

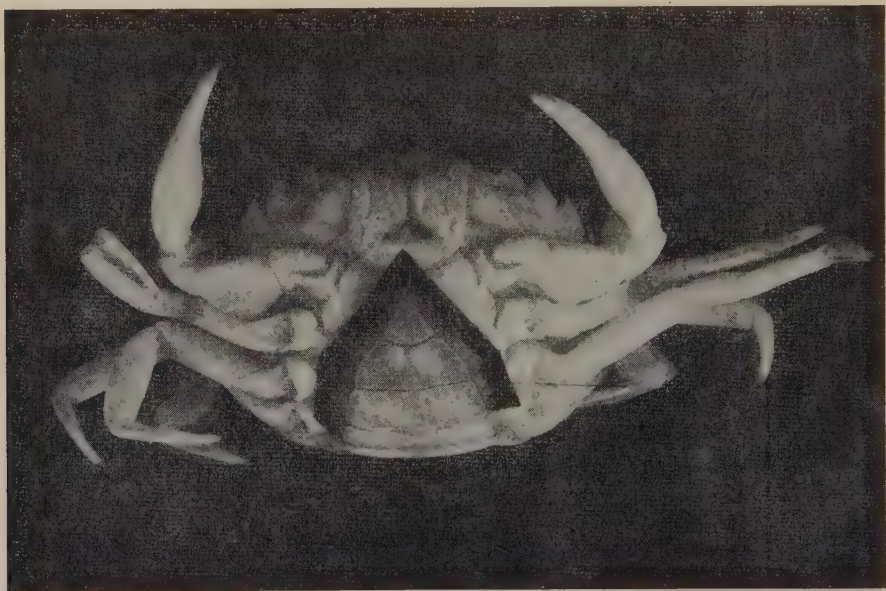


FIG. 3 bis. — La même femelle après sa mue de puberté.

De même, il existe des femelles prépubères dont les somites abdominaux sont bordés de soies courtes.

Teinte. — La pigmentation générale de l'abdomen s'est accusée. Alors qu'avant l'état adulte il présente une coloration jaune-gris pâle, les différents segments prennent ensuite une teinte nette, différente d'un Crabe à l'autre, et généralement en accord avec celle du bouclier dorsal. La pigmentation est souvent marquée sur les bords externes des tergites IV, V, VI et du telson.

Ces deux caractères, soies et pigmentation générale de la bordure des segments et du telson n'apparaissent pas, en règle générale, avant la puberté.

Il est d'autres caractères qui atteignent un développement intensif à la puberté, tout en étant déjà présents auparavant. C'est le cas des taches.

Taches. — De nos examens, il résulte qu'un abdomen de femelle qui vient de subir la mue de puberté est toujours très fortement tacheté. Les taches sont nombreuses et existent sur tous les segments. Elles paraissent ordonnées :

— Les plus importantes dessinent deux bandes longitudinales, une

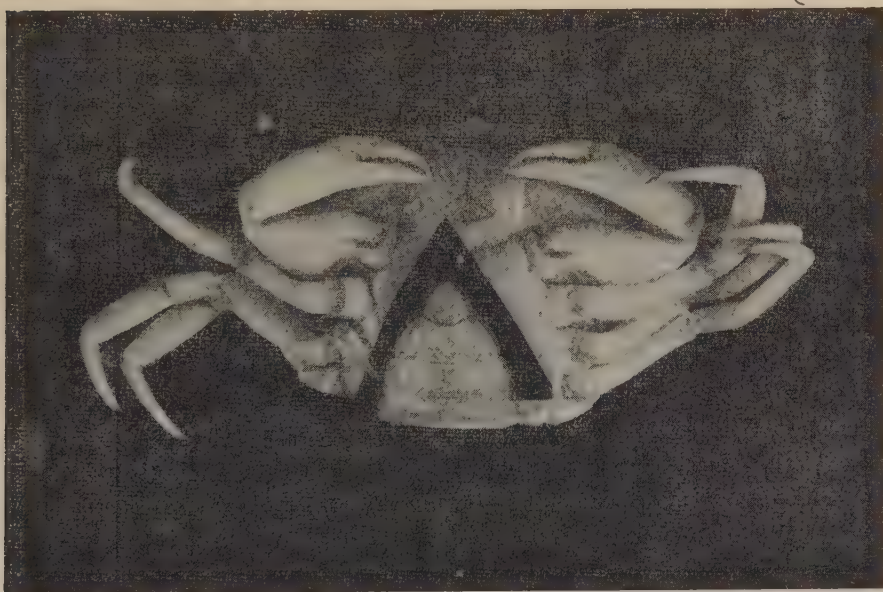


FIG. 4. — Femelle qui vient de faire une mue de puberté dont les caractères de l'abdomen sont moins évidents.

de chaque côté du tractus intestinal, limitées par le deuxième et le cinquième segment abdominal, à raison de deux taches par segment. Celles du cinquième segment sont souvent la réunion de deux ou trois plus petites. Ces grosses taches centrales bordent des excavations très nettes.

— Sur les parties latérales de chaque segment, de nombreuses taches moins importantes sont disposées plus ou moins symétriquement.

Contrairement à ce que PEREZ a noté pour les taches blanches du telson de la femelle de *Macropodia rostrata*, cet aspect tacheté de l'abdomen n'est pas spécial à l'animal adulte. Il préexiste souvent à la mue précédant la mue critique, mais il est beaucoup moins accusé. C'est ainsi

que parfois toutes les taches peuvent se former, les taches centrales avec plus d'intensité que les taches latérales, mais il est possible qu'elles ne conservent pas strictement la même topographie à la mue de puberté.

Dans d'autres cas, seules existent les taches centrales. L'abdomen n'est vraiment d'une teinte uniforme, sans aucune tache et semblable pour tous les animaux, que deux ou trois mues avant la mue critique. Les taches centrales apparaissent graduellement.

Bombement. Élargissement. — J'ai retrouvé l'élargissement brutal noté par les auteurs précédents. J'ai constaté d'autre part que, souvent à la mue qui précède la mue de puberté, l'abdomen peut déjà présenter un léger bombement et diffère ainsi assez peu de celui des femelles venant de faire la mue de puberté. Souvent, si la bordure de soies ne manquait pas, on pourrait assez facilement s'y méprendre. C'est principalement aux mues suivantes que ce caractère s'accuse et prend l'intensité que lui a donnée VEILLET.

Appendices : pléopodes. — Ce sont des organes qui, chez les Brachyours, ont déjà effectué leur différenciation antérieurement à la puberté et qui, à la puberté, acquièrent leurs caractères définitifs, sans modifications importantes.

C'est le cas par exemple de *Pachygrapsus marmoratus* chez qui l'ornementation des pléopodes femelles se perfectionne peu à peu au cours des diverses étapes de croissance des femelles immatures. L'exopodite se garnit peu à peu de soies plumeuses sur son bord externe et l'endopodite se segmente. A la mue de puberté, les pléopodes atteignent leur forme définitive (PEREZ 1933).

Chez d'autres Crabes tels qu'*Eriocheir sinensis*, les pléopodes ont atteint leur forme adulte pour une longueur céphalothoracique de 12 à 13 mm mais cependant, à la puberté, il se produit de nouvelles modifications.

Chez le Crabe Oxyrhynque *Macropodia rostrata* (PEREZ, 1929 a) la transformation est plus brutale. Une mue de puberté fait passer le pléopode femelle du type immature, c'est-à-dire réduit à deux rames presque semblables, à peu près entièrement glabres et étalées à plat, au type adulte à deux rames tout à fait différentes : l'endopodite grêle et géniculé à plusieurs pinceaux de soies capillaires, l'exopodite arqué garni sur ses deux bords d'une riche frange de soies plumeuses.

Depuis les travaux de SHEN, on sait que chez *Carcinus maenas* la différenciation des pléopodes des femelles se fait au cours des jeunes stades. Au stade I,

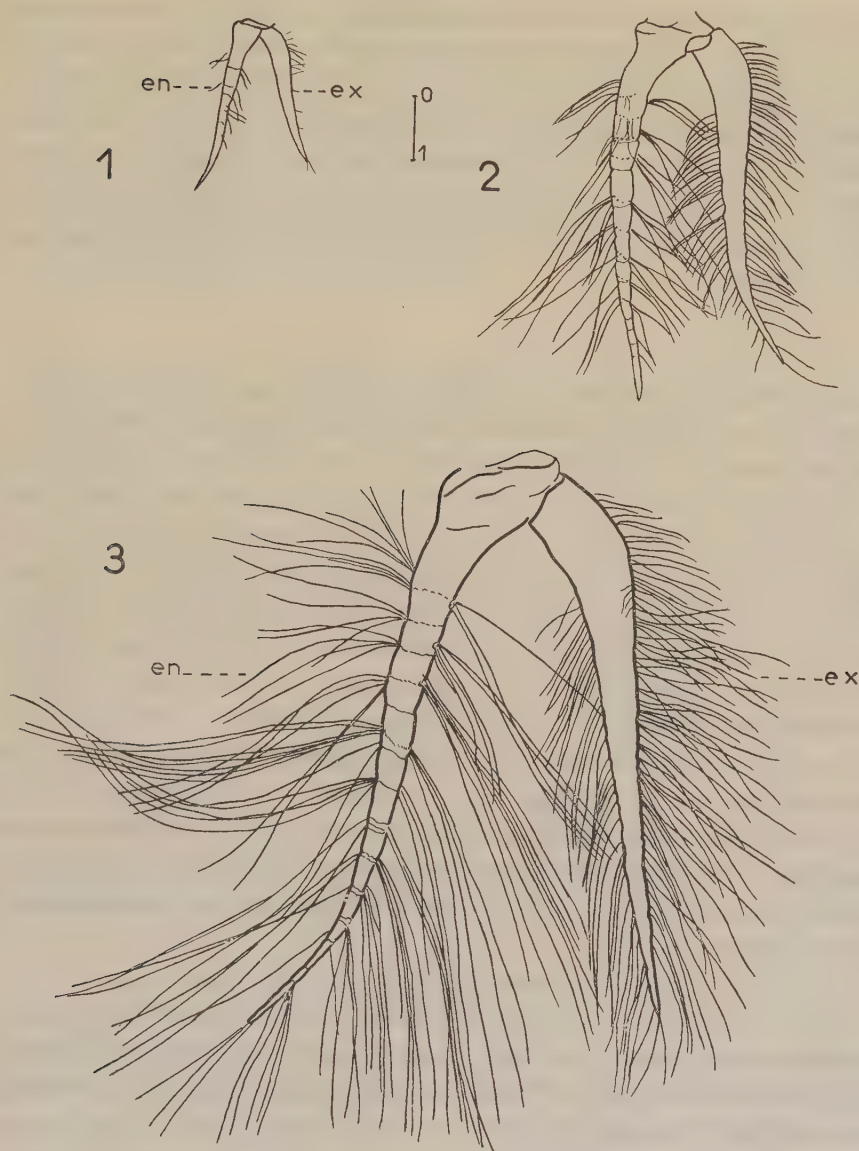


FIG. 5. — Transformation d'un pléopode (4^e pléopode droit) à la mue de puberté de la femelle.
1 = Crabe de 14,5 mm juvénile. — 2 = Crabe de 23 mm. prépubère. — 3 = Crabe de 30 mm.
adulte. — en : endopodite ; ex : exopodite.

il existe quatre paires de pléopodes (II à V) à deux rames : endopodite et exopodite. A partir du stade II, il apparaît des modifications dans la longueur et l'ornementation de ces rames. Finalement, au stade VI, les endopodites sont segmentés et les pléopodes arrivent graduellement à la forme adulte. Mais c'est à la puberté

qu'ils acquièrent leurs caractères définitifs (fig. 5). Chez une femelle pré-pubère, c'est-à-dire à la période d'intermue précédant immédiatement la puberté, le pléopode femelle comprend un endopodite à soies plumeuses et un exopodite géniculé. Chaque article est pourvu d'un demi-verticille de soies capillaires sur la face du pléopode qui est en contact avec le thorax du Crabe. Chez la femelle pubère, le pléopode est du même type, mais il est devenu beaucoup plus long et plus important. Les soies de l'exopodite se sont particulièrement développées, elles sont plus nombreuses et plus longues, celles qui sont à la base du pléopode rattrapant celles de son extrémité. Ces soies peuvent parfois dépasser les contours de l'abdomen.

b) *Fonction.*

Décrochage. Accouplement. — Un seul caractère permet de reconnaître infailliblement l'animal parvenu à la mue de puberté, c'est le décrochage de l'abdomen qui permet l'accouplement.

Suivant les auteurs, le mâle reconnaîtrait les femelles prépubères ou pubères qui vont muer grâce à un stimulus d'ordre chimique (BETHE, 1897) ou grâce au toucher (CHIDESTER, 1911). D'après VEILLET (1945), ces deux raisons interviendraient : le sens du toucher leur permettrait de reconnaître les Crabes qui vont muer et le stimulus chimique interviendrait dans la distinction des femelles pubères des autres femelles plus jeunes ou des mâles.

Les quelques observations que j'ai faites au cours de mon élevage sont les suivantes :

— Le mâle reconnaît invariablement la femelle qui va faire sa mue de puberté et il la saisit entre ses pattes pour la maintenir jusqu'à la mue. Présenté à des femelles plus jeunes qui vont effectuer une mue ordinaire, il reste inactif.

— Le mâle reconnaît invariablement la femelle qui vient de faire sa mue de puberté et s'accouple avec elle. Il ne s'accouple jamais avec une femelle molle plus jeune. Dès qu'il a touché le plus souvent une patte de la femelle adulte molle, il s'efforce de s'emparer d'elle. Il la retourne et la maintient face ventrale contre face ventrale, puis glissant légèrement en arrière, il parvient à décrocher son propre abdomen et à introduire ses stylets copulateurs dans les deux orifices génitaux de la femelle. L'accouplement dure de 25 à 30 heures.

Nous verrons dans un chapitre suivant que les mâles privés de pédoncules oculaires parviennent beaucoup plus difficilement à féconder les femelles.

Après l'accouplement, le mâle maintient souvent la femelle sous sa

face ventrale après l'avoir retournée. Il la protège encore quelque temps.

Il semble donc que le maintien de la femelle prépubère par le mâle, avant l'accouplement, soit un fait admis et vérifié. Cependant, j'ai eu l'occasion d'observer quelquefois cette même attitude dans le cas de femelles effectuant une mue antérieure à la mue de puberté. Il arrive aussi parfois qu'un mâle maintienne de cette façon une femelle qui ne muera pas dans les jours qui suivent.

2. — THORAX.

a) *Forme*. — La seule observation ne permet pas la mise en évidence de variations morphologiques au moment de la mue critique. Je reviendrai sur ce point dans le chapitre consacré à l'étude biométrique.

b) *Taille*. — Nous y verrons également que la taille n'est pas un critère sûr pour une femelle qui effectue la mue de puberté. PEREZ nous donne d'ailleurs une marge de longueur céphalothoracique qui va de 20 à 25 mm.

c) *Couleur*. — Ordinairement, la pigmentation générale de l'animal s'affirme. Les Crabes de mon élevage qui, au cours des jeunes stades de croissance conservent la même topographie de leurs taches colorées voient celles-ci s'estomper et se fondre en une teinte unie au moment de la puberté. Néanmoins, il n'est pas rare de rencontrer dans la nature des Crabes gris à taches dorsales noires, qui ont atteint l'âge adulte.

RÉSUMÉ.

Par le seul examen des caractères morphologiques externes, il est parfois très difficile d'affirmer qu'une femelle vient d'effectuer sa mue de puberté. L'aspect de l'abdomen est l'élément essentiel. Mais on peut trouver tous les intermédiaires chez une femelle adulte : pigmentation, longueur des soies abdominales ne sont pas des caractères rigoureux ; ils peuvent ne pas se développer avec toujours la même intensité. D'autre part, une femelle prépubère peut déjà se parer de quelques-uns de ces caractères, plus ou moins réalisés.

Le seul caractère infailible est le décrochage de l'abdomen et l'aptitude de la femelle à l'accouplement. Comme l'a montré VEILLET, on

peut être certain de ce dernier, en présence de femelles durcies, sur la foi des empreintes laissées par le telson mâle sur la cuvette thoracique femelle, ou à l'examen des orifices génitaux blessés par les stylets copulateurs et qui présentent un liseré noir.

B. — Étude des variants sexuels.

A ces transformations morphologiques qui intéressent principalement l'ornementation de certains organes s'ajoutent des variations intéressant la forme de l'organe. C'est ainsi que nous avons noté en passant un élargissement brutal de l'abdomen accompagné d'un bombement de ses segments.

Nous savons qu'un *Carcinus maenas* mâle se distingue d'une femelle par certains caractères appelés caractères sexuels : ainsi, la pince du mâle est toujours plus forte, son abdomen plus étroit. Ce sont principalement ces organes, variables d'un sexe à l'autre et répondant ainsi à la notion du variant sexuel de CHAMPY (1929), qui ont fait l'objet de nombreuses études biométriques chez les Brachyours et auxquels je m'intéresserai dans ce chapitre.

La réalisation du dimorphisme sexuel s'effectue par la divergence au cours de la croissance, à partir d'un stade donné, de l'évolution progressive de la forme et de la taille du variant sexuel, d'une part dans le sens mâle et d'autre part dans le sens femelle. En général, un organe caractérisé comme bon variant sexuel suit la loi de dysharmonie de CHAMPY, c'est-à-dire qu'il croît plus vite que la taille générale de l'animal. La divergence observée n'est alors que le résultat d'une variation dans le taux de dysharmonie, variation en rapport avec le sexe.

Mais la courbe de croissance d'un variant sexuel peut voir aussi son taux de dysharmonie varier alors que le dimorphisme sexuel est déjà réalisé. Il se produit alors une ou plusieurs autres variations brutales qui amènent encore un changement dans la forme de l'organe.

TERMINOLOGIE.

Dans notre étude biométrique, nous adopterons la terminologie de la croissance relative donnée par J. HUXLEY et G. TEISSIER (1936).

Lorsqu'au cours de la croissance les dimensions d'un organe varient différemment de la dimension choisie pour référence, il y a *allométrie*

de croissance. Si le taux de croissance de l'organe est supérieur à celui de la dimension référence, il y a *allométrie positive* (qui correspond à la dysharmonie de CHAMPY). Si au contraire il lui est inférieur, il y a *allométrie négative*. Si les deux taux de croissance sont identiques, il y a *isométrie*.

La loi de croissance relative ou « loi de simple allométrie » est représentée par l'équation :

$$y = bx^\alpha.$$

y = dimension de l'organe étudié.

x = dimension de l'organe ou de la partie du corps choisis comme référence, ou du corps tout entier.

b et α sont des constantes caractéristiques de chaque arc de courbe.

α est la « *constante d'équilibre* ». Elle donne le taux de croissance relative de l'organe étudié.

Quand $\alpha = 1$, il y a isométrie.

Quand $\alpha > 1$, il y a allométrie positive.

Quand $\alpha < 1$, il y a allométrie négative.

b est « *l'indice origine* ». Sa valeur est égale à celle de y quand $x = 1$.

Pour la représentation graphique de la croissance relative, on utilise généralement des coordonnées logarithmiques et l'on obtient des segments de droite d'équation :

$$\log. y = \alpha \log. x + \log. b$$

La constante d'équilibre α donne la pente de la courbe.

Des variations dans la valeur du taux de croissance relative α , se manifestent sur le graphique par des changements de pente à partir d'un point critique ou par des discontinuités.

Choix de la dimension-référence.

Il s'agit de trouver un organe ou une partie du corps de l'individu dont la croissance soit isométrique à la croissance générale. En effet, si nous étudions la croissance d'un organe et si nous observons un point critique à partir duquel son taux de croissance relative augmente par exemple, on peut très bien supposer que l'augmentation n'est due qu'à une chute dans les valeurs de la dimension référence.

La plupart des mesures effectuées ont été comparées à deux grandeurs de référence principales : ce sont la longueur et la largeur du céphalo-thorax.

— La longueur est mesurée du point le plus antérieur du bouclier céphalothoracique à son bord médian postérieur.

— La largeur est la distance transversale comprise entre les pointes extrêmes des cinquième dents latérales du céphalothorax.

Travaux antérieurs.

Les variants sexuels qui ont fait l'objet d'études biométriques fréquentes chez *Carcinus maenas* sont l'abdomen et la pince.

a) En ce qui concerne la croissance de l'abdomen, citons les travaux de HUXLEY et RICHARD (1931), DRACH (1934), DAY (1935) et VEILLET (1945). HUXLEY et RICHARD notent un point critique au moment de la maturité sexuelle entre les jeunes crabes et les adultes. DRACH étudie la croissance relative du VI^e segment abdominal en fonction de la largeur du céphalothorax. Il trouve deux discontinuités : une au moment de la mue de puberté et une autre à la mue qui suit la mue de puberté. La première discontinuité est accompagnée de changements morphologiques importants. DAY signale un centre de croissance au niveau du VI^e segment qui paraît en relation avec le développement sexuel. Le graphique de VEILLET qui traduit les variations de l'indice de féminisation R (rapport de la largeur du III^e somite à celle du V^e) en fonction de la longueur du céphalothorax, indique au contraire une seule discontinuité lors de la mue de puberté.

b) Pince. — Pour la pince, citons les travaux de DRACH (1936) et de VEILLET (1945).

Par des mesures pondérales sur les deux pinces, DRACH montre une croissance allométrique de la pince femelle avec un exposant α de 1,10 jusqu'à une longueur de 24 à 28 mm puis une diminution de la valeur de cet exposant qui passe à 1,03. Ce brusque changement dans la vitesse de croissance de la pince coïncide avec la mue de puberté. Il n'y a pas chevauchement des deux courbes mais simple point anguleux. VEILLET étudie les variations de la longueur de la pince en fonction de la longueur du céphalothorax et il met à jour une discontinuité à la mue qui suit la mue de puberté. α conserve sa valeur (1, 22) et les deux segments de droite sont parallèles.

Ces résultats ne peuvent évidemment pas être comparés rigoureusement car les techniques employées sont très différentes suivant les

auteurs. On peut toutefois constater la mise en évidence par tous d'une brusque augmentation de la croissance en largeur de l'abdomen au moment de la mue de puberté, peut-être aussi à la mue suivante, et une diminution du taux de croissance de la pince à l'une ou l'autre de ces mues.

Recherches personnelles.

J'ai repris l'étude de ces variants sexuels en examinant les mues successives de quelques animaux de Luc-sur-Mer suivis en élevage et en comparant les résultats ainsi obtenus aux résultats statistiques des auteurs précédents. L'avantage de cette méthode est de pouvoir distinguer exactement la mue à laquelle correspond toute anomalie de croissance.

MATÉRIEL — MESURES — GRAPHIQUES.

Je constitue un élevage à la mi-juillet 1950. Les femelles ont une longueur céphalothoracique de 10 à 12 mm. Certaines d'entre elles muent trois ou quatre fois. Elles atteignent l'état adulte vers la mi-octobre et subissent la mue de puberté reconnaissable au décrochage de l'abdomen. Je conserve quelques animaux jusqu'en avril 1951 afin d'en étudier la ponte et, éventuellement, les mues post-pubérales.

Les mues sont relevées chaque jour, numérotées et conservées dans l'alcool à 70°. Les mensurations sont effectuées à l'aide de la chambre claire (fixée sur loupe) pour les jeunes individus et à l'aide du pied à coulisse pour les individus de taille supérieure.

J'ai mesuré la largeur du VI^e segment de l'abdomen (VI), l'indice de féminisation (R) tel que l'a défini VEILLET [rapport de la largeur du III^e segment abdominal (III) à celle du V^e (V)] et la longueur de la pince droite (L) telle que l'a mesurée également VEILLET. (Voir renvoi ¹).

Le tableau I (p. 453) donne les résultats des mensurations en millimètres.

Le tableau I *bis* (p. 456) donne les moyennes (Moy) des mensurations correspondant à chaque stade et concernant chaque organe.

J'ai construit des graphiques individuels :

— de la croissance du VI^e segment abdominal en fonction de la largeur du céphalothorax (fig. 6).

— des variations du rapport de féminisation en fonction de la longueur du céphalothorax (fig. 7).

1. Les signes correspondant à chaque dimension mesurée sont ceux des tableaux I et I *bis* (pp. 453 et 456).

— de la croissance de la pince droite en fonction de la longueur du céphalothorax (fig. 8).

J'ai, de plus, reporté les points individuels relatifs à chacun de ces trois groupes de mesures sur trois graphiques généraux (fig. 6 *bis*, 7 *bis*, 8 *bis*).

Les pentes des droites obtenues sont calculées graphiquement car les points ne sont pas assez nombreux pour utiliser ici une méthode de calcul statistique.

RÉSULTATS.

1. — ABDOMEN.

a) *Croissance du VI^e segment abdominal.* — Je suis parvenue à obtenir la mue qui suit la mue de puberté chez 9 individus. Les courbes de croissance de chacun d'eux permettent de constater :

— une discontinuité au moment où l'animal effectue la mue de puberté.

— la seconde discontinuité indiquée par DRACH n'apparaît pas à la mue qui suit la mue de puberté.

Le report de l'ensemble des mesures sur un graphique unique (fig. 6 *bis*) permet de dégager les faits suivants :

— nette discontinuité à la puberté. On obtient deux segments de droite sensiblement parallèles ($\alpha = 1,25$ et $\alpha = 1,21$) ;

— la seconde discontinuité n'apparaît pas. Cependant, DRACH l'a notée chez *Carcinus maenas* (1934) et chez *Portunus puber* (1933) comme apparaissant dans une zone de tailles qui correspond à la mue suivant la mue de puberté et il en conclut ce qui suit : « L'existence individuelle peut donc être décomposée en trois étapes à l'intérieur desquelles la croissance obéit à la loi : $y = kx^\alpha$, la valeur de α étant constante et égale à 1,22. Ces étapes sont séparées par des mues qui comportent une croissance bien supérieure à la croissance dysharmonique normale. »

Il dit toutefois que la seconde discontinuité est de moindre importance que la première et qu'elle ne correspond à l'apparition d'aucun caractère morphologique nouveau ; elle est simplement mise en évidence par le fait que les points figuratifs s'alignent sur un troisième segment de droite mieux que sur le prolongement du second.

Il ne donne aucune précision sur la taille à laquelle on peut l'observer mais, d'après son graphique, on peut la situer entre 45 et 47 mm. Or, d'après notre étude individuelle, on remarque que la mue qui suit la

mue de puberté se fait pour des tailles (largeur) allant de 39 à 47 mm. Il me semble donc que, s'il y a discontinuité, celle-ci se place à une mue plus tardive qui serait la seconde mue suivant la mue de puberté. Je n'ai pas réussi à l'observer personnellement, presque tous mes animaux étant morts après avoir pondu. Sur le seul qui ait survécu, j'ai pu noter

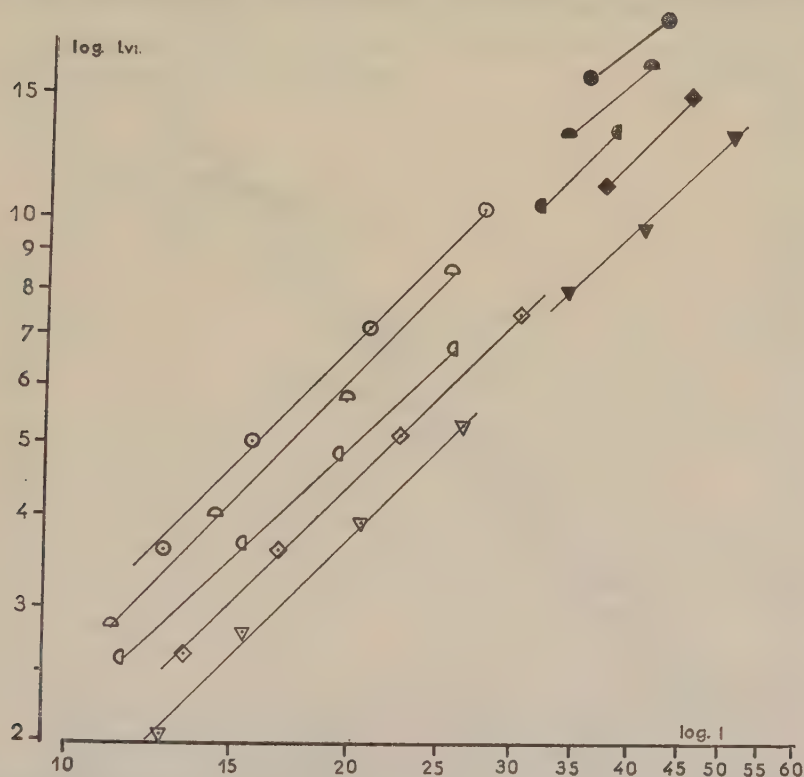


FIG. 6. — Variations de la largeur du 6^e segment abdominal en fonction de la largeur l du céphalothorax chez 5 femelles. Les courbes individuelles sont décalées dans le sens des ordonnées pour une représentation plus claire. Signes clairs : ♀ juvéniles ; signes noirs : ♀ adultes.

les dimensions après la seconde mue. Ce sujet ne suit pas la courbe de DRACH mais le point représentatif se place bien sur le second segment de droite dysharmonique.

La première discontinuité n'est pas aussi marquée que celle observée par DRACH et il n'y a pas chevauchement des deux segments. Nous ne retrouvons la bimodalité que pour une zone comprise entre 31 et 34 mm. Le nombre trop restreint d'animaux en est uniquement la cause et la discontinuité ne peut apparaître avec netteté que dans une étude statis-

tique qui permet avec beaucoup plus de chance de trouver pour une même taille deux types de femelles : femelle à abdomen boutonné et femelle à abdomen déboutonné.

— J'observe pour les femelles prépubères une très grande variabilité dans la taille (largeur) qui s'échelonne entre 25 et 33,5 mm. Même variabilité en ce qui concerne la largeur du VI^e segment abdominal.

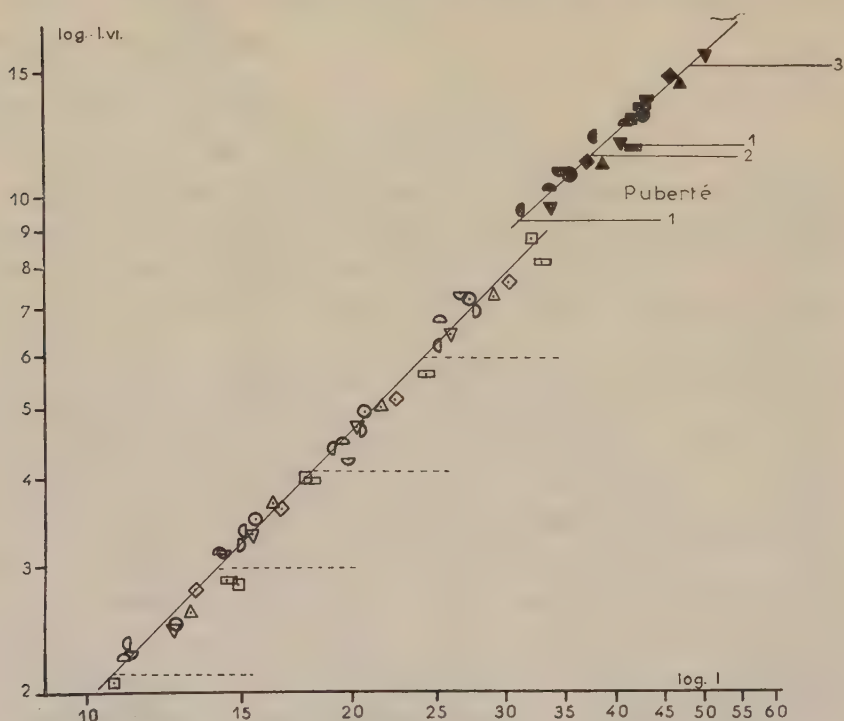


FIG. 6 bis. — Variations de la largeur du 6^e segment abdominal en fonction de la largeur 1 du céphalothorax chez une dizaine de femelles suivies en élevage. Signes clairs : femelles juvéniles ; signes noirs : femelles adultes. 1 - - - 1 : mues de puberté.

— Variabilité également pour les femelles venant d'effectuer la mue pubérale et dont la taille s'échelonne de 33 à 41,5 mm.

b) *Croissance du rapport de féminisation III/V.* — L'examen des courbes individuelles permet de constater :

— une discontinuité importante au moment où l'animal effectue sa mue de puberté ;

— une très forte variabilité dans la courbe de chaque animal intéressant à la fois la période de croissance juvénile (α peut varier de 0,10

à 0,45) ¹, l'amplitude de la discontinuité pubérale et la croissance adulte.

En général, les animaux dont le rapport III/V est élevé avant la mue de puberté subissent à ce moment une diminution importante et brutale de ce rapport de féminisation de l'abdomen se traduisant par l'élargissement de ce dernier.

Ceux pour qui, au contraire, le rapport est peu élevé avant la mue de puberté, présentent à cette mue critique une chute moins prononcée de la valeur absolue de ce rapport.

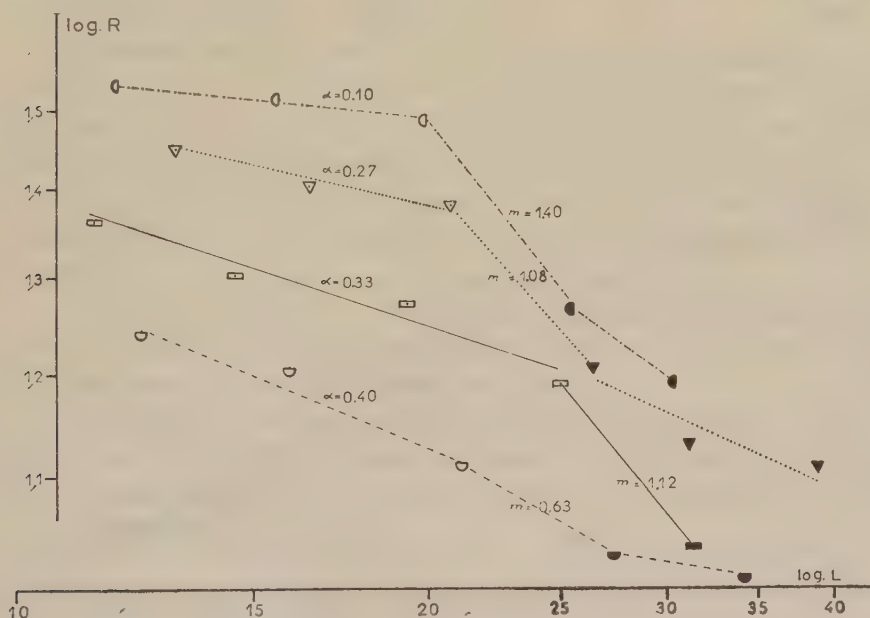


FIG. 7. — Variations du rapport R de la longueur du 3^e segment abdominal à celle du 5^e en fonction de la longueur L du céphalothorax chez 4 femelles. Pour que la représentation soit plus claire, les courbes individuelles sont décalées dans le sens de l'ordonnée. Signes clairs : Femelles juvéniles ; signes noirs : Femelles adultes. (Coordonnées logarithmiques).

Valeur absolue de α avant la mue de puberté

Valeur absolue de la pente m à la mue de puberté

0,10
0,27
0,30
0,25
0,33
0,40
0,40
0,45
0,40

1,40
1,16
0,75
0,77
1,12
0,71
0,60
0,44
0,63

1. Les valeurs de α indiquées ici sont déterminées directement sur les graphiques. En respectant l'unité qui a été choisie pour représenter les valeurs de x et de y , la valeur de α est la moitié de celle que j'indique.

La droite qui représente le passage des femelles prépubères aux femelles pubères pour la première fois, a une pente moyenne $m' = 0,84$.

L'examen de la courbe groupant tous les points individuels (fig. 7 bis) met à jour les faits suivants :

— Avant la mue de puberté : l'extrême variabilité des courbes individuelles notées plus haut se traduit ici par le fait que le nuage de points représentatifs dessine une bande linéaire dont la largeur augmente

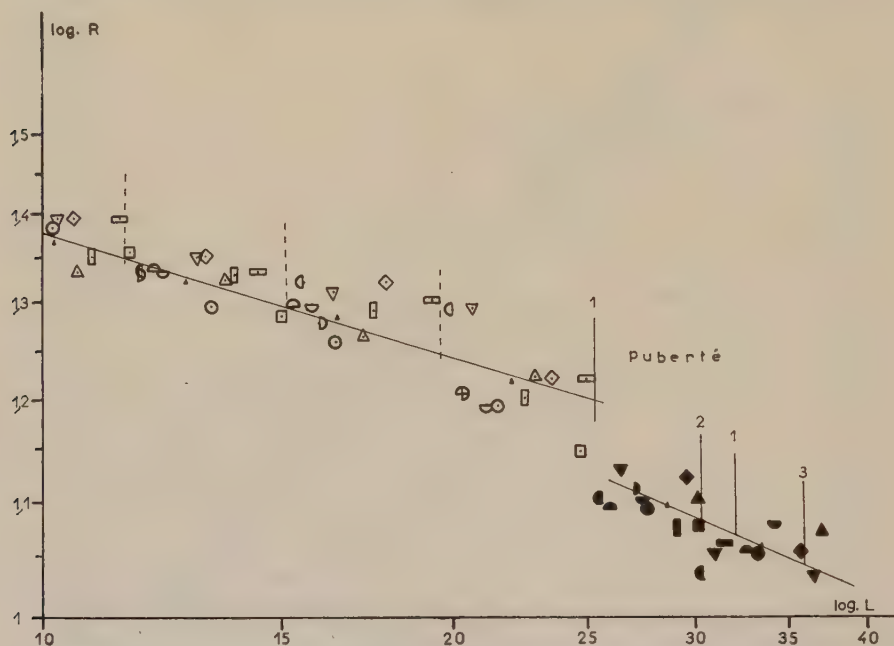


FIG. 7 bis. — Variations du rapport R de la longueur du 3^e segment abdominal à celle du 5^e en fonction de la longueur L du céphalothorax chez une dizaine de femelles suivies en élevage. Signes clairs : Femelles juvéniles ; signes noirs : Femelles adultes. 1 — 1 : Femelles venant de faire la mue de puberté.

au fur et à mesure que l'on s'approche de l'état prépubère, de sorte qu'il prend l'allure d'un triangle. Les points se groupent autour d'une droite de pente 0,3. Il y a, comme le dit TEISSIER (1933) « ... une infinité de cas possibles dont chaque individu ne réalise qu'un petit nombre ». Cet auteur note cependant que « ... si dans la pratique tous les points correspondant à une taille donnée ne se confondent pas avec un point de la droite, les écarts observés ne sont que des fluctuations fortuites autour d'un état particulièrement probable que réalise un certain nombre d'individus et dont aucun d'eux ne s'écarte beaucoup ». Ceci est applicable

à la courbe n° 6 *bis* qui concerne le VI^e segment abdominal. Mais dans le cas de la courbe présente, on se rend bien compte que la variabilité est trop importante et l'on ne peut considérer les femelles prépubères comme identiques entre elles. Elles sont très différentes par leur taille et leur rapport de féminisation.

Leur taille varie de 20 à 25 mm de longueur céphalothoracique. Elle ne permet donc pas de savoir si une femelle deviendra adulte lors de la prochaine mue ou si elle subira encore une mue juvénile avant la mue de puberté. (Comparer les femelles $\rightleftharpoons$ et $\square$).

Leur rapport de féminisation s'étend de 1,30 à 1,15 (différence = 0,15). Ceci prouve que certaines femelles prépubères peuvent avoir un abdomen déjà très élargi dont la forme est voisine de celle d'un abdomen adulte. Cette variabilité est à rapprocher de celle notée dans l'ornementation ; nous avons vu en effet que certaines femelles prépubères pouvaient posséder déjà une courte bordure de soies et une pigmentation assez poussée.

— A la mue de puberté : l'examen des courbes individuelles nous a révélé également de très fortes différences dans la chute du rapport de féminisation au moment de la mue de puberté.

Ceci se traduit dans la courbe générale par une homogénéité de caractères chez les femelles pubères ; le rapport de féminisation, en particulier, ne varie plus que de 1,14 à 1,07, soit 0,07 de différence contre 0,15 chez les femelles prépubères.

c) *Remarques sur le taux de croissance.*

Longueur céphalothoracique. — Bien qu'il s'agisse d'animaux captifs, il est aisé de remarquer que les taux de croissance ne sont pas affectés, ceci en raison des précautions prises au cours de l'élevage.

Il est en effet bien connu que la captivité influe sur certains animaux, ainsi que l'ont montré MAC KAY et WEYMOUTH (1935) sur *Cancer magister*, NOUVEL (1937) sur *Leander serratus* et DRACH (1939) sur *Maia squinado*. Il existe, après la capture, une période de stabilité au-delà de laquelle la diminution des taux de croissance devient manifeste. Cette diminution est d'autant plus marquée que la captivité est plus longue et, quinze jours après la fin de cette période de stabilité, le taux de croissance n'est plus que les 3/4 du taux normal (DRACH).

Or, pendant trois mois d'élevage, *Carcinus maenas* a maintenu son taux de croissance, ceci en accord avec les observations de TEISSIER

qui opère sur *Maia squinado* (1935 b). De plus, ce taux est le même pour les trois mues précédant la puberté et pour la mue de puberté alors que, souvent, on note une réduction du taux de croissance à l'approche de la maturité sexuelle.

En effet, notre courbe (fig. 7 bis) peut se décomposer de la façon suivante :

Animaux pubères pour la 1^{re} fois, dans une zone de tailles de 25,4 à 33 mm.

Animaux prépubères dans une zone de tailles de 19,5 à 25,4 mm.

Animaux des mues précédentes $\left\{ \begin{array}{l} \text{dans une zone de tailles de 15,1 à 19,5 mm.} \\ \text{dans une zone de tailles de 11,5 à 15,1 mm.} \end{array} \right.$

Nous supposons posséder un animal répondant exactement à ces phases successives (en réalité la plupart des individus ont une taille de départ comprise entre 11,5 et 15 mm. mais la différence observée avec la taille type se retrouve dans chaque intermue).

Nous pouvons donc calculer les taux de croissance successifs en utilisant la formule suivante :

$$\frac{L_{n+1} - L_n}{L_n} \times 100 \text{ (taux de croissance linéaire)}$$

$$\left. \begin{array}{l} \frac{15,1 - 11,5}{11,5} = 0,31 \\ \frac{19,5 - 15,1}{15,1} = 0,29 \end{array} \right\} \text{ mues précédentes}$$

$$\frac{25,4 - 19,5}{19,5} = 0,30 \quad \text{animaux prépubères}$$

$$\frac{33,0 - 25,4}{25,4} = 0,29 \quad \text{animaux pubères}$$

Ainsi donc, dans l'intervalle 10 mm à 33 mm, la croissance de *Carcinus maenas* paraît obéir à la loi de DYAR.

A la mue de puberté, la croissance linéaire de l'animal présente le même taux qu'aux mues précédentes, ainsi que l'avait déjà signalé VEILLET.

Rapport de féminisation. — Supposons toujours un Crabe idéal passant successivement par les tailles précitées. Son rapport de féminisation décroît régulièrement de 14 divisions logarithmiques. En effectuant la mue critique, il décroît d'un seul coup de 38 divisions, ce qui équivaut à un peu moins de trois fois le décroissement normal.

La mue de puberté équivaudrait donc bien à trois mues normales en ce qui concerne l'élargissement de l'abdomen.

2. — PINCE.

A l'examen des courbes individuelles (fig. 8), nous reconnaissons une discontinuité et nous pouvons affirmer qu'elle se place à la

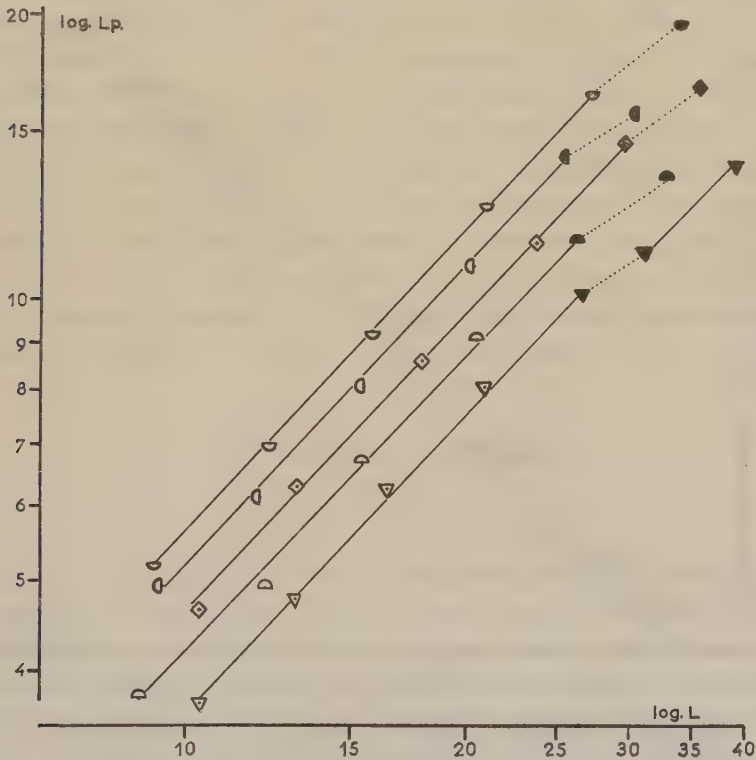


FIG. 8. — Variations de la longueur de la pince droite en fonction de la longueur L du céphalothorax chez 5 femelles. Pour que la représentation soit plus claire, les courbes individuelles sont décalées dans le sens de l'ordonnée. Signes clairs : Femelles juvéniles ; signes noirs : Femelles adultes. (Coordonnées logarithmiques).

mue qui suit la mue de puberté, résultat en accord avec celui de VEILLET. Cette discontinuité traduit une diminution dans la valeur de α . Ici également nous notons une très grande variabilité dans la courbe de chaque animal.

On peut voir facilement sur le graphique 8 bis que l'accroissement de la pince au moment de la discontinuité correspond approximativement à la moitié de l'accroissement au cours d'une mue normale.

Or, VEILLET (1945) note un accroissement égal au $1/3$ de l'accroissement normal. La discontinuité observée par ce dernier est plus importante.

Mais les résultats ne peuvent pas être comparés sérieusement, les travaux étant réalisés sur un matériel différent (l'un provient de la Manche, l'autre de la Méditerranée) et nous verrons au cours de la seconde

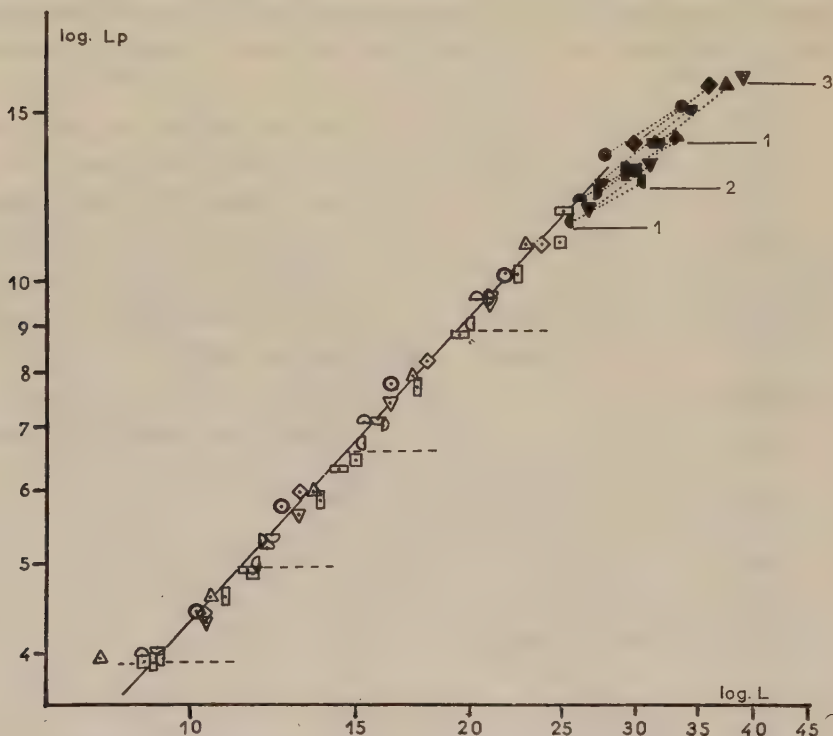


FIG. 8 bis. — Variations de la longueur de la pince droite en fonction de la longueur L du céphalothorax chez une dizaine de femelles suivies en élevage. Signes clairs : Femelles juvéniles ; signes noirs : Femelles adultes. 1 — 1 : Limites des animaux appartenant à la mue de puberté.

partie que la puberté présente de ce fait des modalités variables. De plus, la croissance de la pince est, dès les stades juvéniles, plus forte à Sète qu'à Luc-sur-Mer (Sète : $\alpha = 1,22$; Luc-sur-Mer : $\alpha = 1,11$), ce qui doit contribuer encore à éviter d'établir des comparaisons.

RÉSUMÉ.

En résumé, d'après l'étude de la croissance des variants sexuels, la puberté de *Carcinus maenas* se traduit graphiquement par deux discontinuités principales :

— L'une, qui intéresse l'abdomen et se place au moment où l'animal prend ses caractères adultes morphologiques particuliers tels que décrochage de l'abdomen, coloration plus forte, apparition d'une bordure de soies.

— L'autre, qui, chronologiquement est la seconde, intéresse les pinces et se place à une mue qui ne se distingue par aucun caractère spécial, si ce n'est cette diminution du taux de croissance des pinces.

Les caractères adultes se différencieraient ainsi au cours de deux mues voisines, et l'on est tenté de se demander si la puberté ne s'établit pas au cours de deux mues et s'il n'y a pas lieu de distinguer une pré-puberté et une puberté, comme c'est le cas pour *Maia squinado* ou pour *Eriocheir sinensis*. Mais ici, le décrochage de l'abdomen qui correspond à la première mue est toujours suivi de l'accouplement. Cette première mue est donc véritablement une mue de puberté si l'on donne comme définition à cette dernière la mue qui fournit à l'animal l'aptitude à l'accouplement. La seconde est une mue post-pubérale intéressante qui permet à l'individu d'atteindre sa forme parfaite.

C. — Mensurations complémentaires.

FORME DE LA CARAPACE.

Les variations dans la forme du corps des Crabes au cours de leur croissance ont fait l'objet de nombreuses publications de TEISSIER (1931-1934). Il a montré en particulier que « chez *Carcinus maenas* les individus de très petite taille ont une forme beaucoup plus quadrangulaire que les individus moyens ou grands, l'écartement des deux yeux étant relativement d'autant plus grand que l'animal est plus petit ». D'autre part, la longueur de la carapace reste proportionnelle à sa largeur. WILLIAMS et NEEDHAM (1941), dans un travail sur « les variations biométriques dans des populations de *Carcinus maenas* » ont retrouvé ces changements dans les proportions relatives de la largeur frontale, principalement au cours de la croissance des mâles.

J'ai repris l'étude de la forme du céphalothorax chez la femelle de *Carcinus maenas*, car il m'était apparu que l'épaisseur des très jeunes individus était proportionnellement plus forte que celle des animaux moyens et adultes et je désirais savoir s'il existait là quelque relation avec la puberté.

Matériel — Mesures — Graphiques. — Les animaux mesurés proviennent uniquement de Roscoff. Il s'agit de femelles qui ont 6 à 50 mm de long.

J'ai mesuré :

— La largeur et la longueur du céphalothorax comme précédemment indiqué (p. 280).

— La largeur frontale, c'est-à-dire la distance transversale comprise entre les deux premières dents latérales droite et gauche du céphalothorax (d'après TEISSIER, la distance entre les bords internes de l'échancrure oculaire suit les mêmes lois que la distance entre les bords externes de cette échancrure). Ces différentes grandeurs sont mesurées au pied à coulisse au 1/10 de mm. Leur précision est de $\pm 0,1$ mm.

— L'épaisseur. Cette mesure a présenté de sérieuses difficultés, parce qu'il n'existe pas, à vrai dire, de repères très nets pour cette dimension. Aussi ai-je pensé qu'en donnant toujours la même position à l'animal et en déterminant quelques points de repères particuliers, il était possible de réaliser des mesures utilisables.

Je les ai faites avec un palmer au 1/100 de mm ; leur précision est de $\pm 0,01$ mm. Les deux faces planes de l'étau de cet instrument sont placées de la façon suivante : l'une effleure la face dorsale de l'animal, très exactement le centre de sa région gastrique, l'autre la région médiane du sternite correspondant. L'animal est maintenu verticalement, sa région frontale dirigée vers le haut.

Les courbes de croissance pour la largeur, la largeur frontale et l'épaisseur sont construites en coordonnées logarithmiques, en fonction de la longueur des animaux. Nous obtenons ainsi trois graphiques (fig. 20, fig. 16, fig. 12).

Calcul des coefficients d'allométrie. — Le travail biométrique réalisé ici sur un nombre important d'individus a permis la détermination des coefficients α et b par le calcul statistique (voir p. 315).

Résultats. — Les courbes de croissance ne révèlent aucune discontinuité.

L'examen des nuages de points représentatifs des mesures montre toutefois qu'il est peut-être nécessaire de figurer un point anguleux dont l'abscisse serait comprise entre 15 et 16 mm et un second point anguleux, entre 25 et 30 mm, qui correspondrait à la puberté.

Ainsi que l'ont fait WILLIAMS et NEEDHAM, les coefficients d'allo-

métrie ont donc été calculés en divisant les points figuratifs de chaque courbe en trois sections, d'après la longueur céphalothoracique. Les deux premières sections (1 et 2) comprennent des individus juvéniles, la troisième (3) des adultes. La principale raison de cette division est uniquement de mettre en évidence une variation de α avec la longueur.

Le tableau IX (p. 466) montre clairement que la valeur de α n'est pas constante pour la marge de longueur choisie (6 à 50 mm).

Épaisseur. — La croissance en épaisseur est pratiquement isométrique par rapport à la longueur, avec diminution de la valeur de α pour chacune des trois sections. La différence entre les pentes des sections 1 et 2 est à peine significative. Par contre, les pentes des sections 2 et 3 sont significativement différentes.

Largeur frontale. — Nous retrouvons effectivement ici une croissance avec allométrie négative et la valeur de α diminue pour les plus fortes tailles, résultats en accord avec ceux de WILLIAMS et NEEDHAM et de TEISSIER. Mais aucune différence entre les pentes des sections successives n'est valable.

Largeur. — La largeur, isométrique par rapport à la longueur pendant les stades juvéniles, devient très faiblement minorante à la puberté. Seule, la différence entre les valeurs de α pour les deux premières sections est significative. A la puberté, aucun changement de pente n'est valable.

Ainsi, le premier point anguleux paraît à retenir en ce qui concerne la largeur. Or, il n'offre aucun intérêt biologique particulier (je n'ai jamais eu connaissance de travaux mettant en relief un changement d'état physiologique chez *Carcinus maenas* aux environs de 15 mm). Le second, plus intéressant, serait à considérer pour la croissance relative en épaisseur.

Il reste cependant très délicat d'affirmer que de telles variations dans les valeurs successives des coefficients de croissance relative existent réellement. Il ne faut pas oublier que la séparation de chaque groupe de mesures en trois sections est le résultat d'un jugement personnel. D'autre part, les récoltes ne sont pas toujours homogènes et ne représentent pas fidèlement une population à une époque donnée de l'année.

Pour ces diverses raisons, je pense que la puberté de l'animal ne se traduirait ici par aucune transformation importante.

D. — Détermination du rang de la mue de puberté.

L'étude morphologique de la puberté nous a permis de constater que les femelles qui vont subir leur mue de puberté ont une longueur céphalothoracique variant de 20 à 25 mm (p. 287). Ces femelles parviennent-elles à la mue de puberté à des stades différents ? Autrement dit, est-ce que la mue de puberté a un rang bien déterminé, ou est-il variable d'une femelle à l'autre ?

C'est la question que se posaient déjà DRACH et VEILLET.

Travaux antérieurs.

DRACH observe deux sortes de femelles dans une zone de largeur céphalothoracique s'étendant de 22 à 35 mm. Il pense que « ... chez *Carcinus maenas* l'apparition de la puberté est susceptible d'un certain flottement et se place, suivant les individus, à une mue dont le rang numérique peut varier d'une ou de deux unités » (1934).

VEILLET travaille sur le Crabe de Méditerranée. Il constate, par une étude statistique, que les femelles qui vont subir la mue de puberté se placent entre 13 et 20 mm de longueur céphalothoracique. Après avoir déterminé le taux de croissance et la fréquence des mues des animaux, il parvient à calculer approximativement les tailles des différents stades de la croissance. C'est alors qu'il considère la mue critique comme étant la 10^e. Il suppose que son rang serait fixe et il explique, par une variabilité dans la croissance, la présence de deux sortes de femelles pour une taille identique.

HOESTLANDT (1948), étudiant la biologie d'*Eriocheir sinensis*, montre que chez ce Crabe la puberté se place à une taille comprise entre 31 et 58 mm. L'auteur se range du côté de DRACH et pense que « ... dans de telles limites de taille, il paraît impossible d'admettre que les Crabes ont mué un même nombre de fois, même en supposant des taux de croissance différents ou une mégaloïpe plus grosse ».

Les travaux relatifs à la détermination du rang de la mue de puberté chez les Brachyours sont inexistants. On connaît l'âge de la maturité sexuelle de nombreux Décapodes, surtout des espèces comestibles dont l'évolution a été suivie d'une attention toute particulière (Ch. GRAVIER, 1931) : l'Écrevisse peut se reproduire à trois ans, le Tourteau à quatre

ans. On sait également que *Carcinus maenas* peut se reproduire dès sa première année (BROEKHUYSEN, 1936) et même dès l'âge de 8 à 9 mois dans la région de Sète (VEILLET, 1945).

Mais aucun Brachyoure n'a été suivi en élevage jusqu'à l'état adulte comme cela a été fait chez d'autres Crustacés. Chez ces derniers, les délais d'intermue assez courts permettent d'atteindre la puberté rapidement et la mortalité en cours d'élevage est, de cette façon, réduite. Chaque fois, on a trouvé que la mue de puberté qui précède la première ponte a un rang fixe : elle est, par exemple, la treizième chez l'Amphipode *Gammarus duebeni* (LE ROUX, 1933).

J'ai entrepris de résoudre le problème chez *Carcinus maenas*.

Recherches personnelles.

1. — MÉTHODE SUIVIE.

a) *Élevages.* — La méthode idéale consiste évidemment à choisir la mégaloïpe comme stade d'élevage de départ et à en suivre les mues successives. On ne peut pas se permettre de prendre un stade de départ supérieur au stade III car, comme nous le verrons, à partir de ce stade, aucun caractère morphologique n'existe qui soit propre à chaque étape de croissance et il est par suite impossible de numérotter le stade avec précision. La longueur céphalothoracique elle-même, excessivement variable, ne fournit aucune limite de taille pour chaque stade.

Il s'avère très difficile de suivre un Crabe jusqu'à la mue critique de la puberté. La mortalité survient très souvent en cours d'élevage. Aussi ai-je dû recommencer plusieurs élevages pour obtenir quelques résultats.

Deux essais principaux sont à retenir :

Premier essai. — Durant le printemps et l'été 1950, j'ai récolté 22 petits Crabes dans les herbiers de l'Étang de Thau. Leur élevage m'a donné 10 femelles qui ont subi 7 à 9 mues successives. Malheureusement, vers la 10^e mue, la mortalité très importante ne m'a pas permis d'obtenir des animaux pubères.

Cet essai est cependant intéressant car il nous fournit :

— une indication sur l'âge du Crabe de Sète à la puberté. Notre élevage a débuté le 1^{er} juin 1950. En octobre, les animaux ont atteint une taille qui, par comparaison avec celle des animaux récoltés dans la

nature, correspond à la taille des femelles prépubères. En supposant qu'un mois soit nécessaire pour obtenir la mue suivante, on peut espérer élever des Crabes jusqu'à l'état adulte en six mois.

— une indication sur le parasitisme. Sur les 22 petits Crabes que nous avons élevés, très nombreux sont ceux qui se sont révélés parasités. Nous avons remarqué ainsi que dès le stade III un animal peut être atteint. Ceux qui ont été élevés dès le stade I ou II ne présentent aucun signe de parasitisme.

Il est donc plus que nécessaire de choisir le matériel d'élevage aux stades antérieurs au stade III.

Second essai. — L'élevage qui m'a fourni des résultats plus complets a été suivi à Sète en 1952. Ces résultats sont groupés dans le tableau II (p. 458).

Il a porté sur le matériel suivant :

— *Mégalopes*. J'ai eu la chance de profiter d'une pêche planctonique effectuée par le laboratoire le 29 mars 1952. Ce jour-là, les mégalopes de *Carcinus* étaient extrêmement nombreuses, le courant allant de la mer à l'Étang de Thau. J'ai pu en isoler 28.

— *Stades I*. J'ai récolté d'autre part, le 18 avril 1952, 11 Crabes microscopiques, très certainement au stade I d'après la taille (cette affirmation sera justifiée ultérieurement).

— *Stades II ou III*. J'ai récolté 25 *Carcinus* de l'un ou l'autre de ces stades.

— *Stades suivants*. 11 de ces stades ont été également mis en élevage.

L'élevage est surveillé attentivement deux fois par jour ; les exuvies sont recueillies matin et soir. C'est une nécessité car les Crabes sont très friands de leurs exuvies, alors même qu'ils sont très régulièrement nourris.

Les dates auxquelles les exuvies sont rejetées sont notées très soigneusement. Toutes les mues d'un même animal sont conservées dans un ou deux tubes remplis d'alcool à 70°.

b) *Mues*. — L'élevage a commencé fin mars pour les mégalopes, mi-avril pour les jeunes stades.

— Aucune des 28 mégalopes n'est parvenue à un stade postérieur au stade II. Cependant, les exuvies et les Crabes morts aux stades I et II ont été conservés et mesurés. Ils nous fourniront quelques renseignements

sur les tailles de ces stades, ce qui nous permettra d'y comparer ceux que nous avons récoltés dans la nature.

— Sur 11 stades I, 2 se sont révélés être des femelles. Elles ont subi 10 et 12 mues successives. Celle qui a mué 12 fois s'est accouplée.

— Sur 25 stades II, il y a 22 mâles et 3 femelles. Les trois femelles ont subi respectivement 7, 10 et 12 mues. Les deux dernières se sont accouplées.

— Sur 11 animaux récoltés à un stade non défini, 3 sont des femelles, 2 se sont accouplées. Les 3 femelles ont subi respectivement, 6, 8 et 7 mues.

En résumé, l'élevage de 64 individus à partir, soit de la mégaloïpe, soit des stades I ou II, nous a fourni 3 séries complètes d'exuvies de femelles parvenues à la puberté et une série d'une femelle parvenue à l'état prépubère.

L'élevage des animaux à stade de départ non défini nous a donné deux séries d'exuvies de femelles parvenues à la puberté et une série d'exuvies de femelles impubères.

c) *Mesures.* — Nous avons mesuré la longueur céphalothoracique des exuvies successives de chaque animal. Ces mesures sont faites suivant l'ordre de grandeur, au pied à coulisse ou à la chambre claire. Elles sont toujours exprimées en millimètres. Le tableau III (p. 459) donne le résultat des mesures des animaux de l'élevage réalisé en 1952. Le tableau *III bis* (p. 460) celui des mesures de l'élevage de 1950.

d) *Détermination du rang des stades de départ.* — J'ai déterminé le rang des stades de départ en comparant les animaux récoltés dans la nature avec des stades I, II et III obtenus en élevant des mégaloïpes ou des stades I. J'ai complété cette détermination par une étude de la morphologie externe des jeunes stades comme l'avait fait SHEN (1935) pour les Crabes de Plymouth.

Comparaison avec des stades I.

J'ai pu mesurer des exuvies intactes et des Crabes morts provenant de la mue des 28 mégaloïpes précitées. J'ai, d'autre part, récolté 19 Crabes microscopiques, très certainement au stade I. Les résultats des mesures de ce matériel sont donnés dans le tableau IV (p. 461).

Nous ne tiendrons compte que des mesures effectuées à la loupe bino-

culaire, puisque nous devons les comparer à celles du tableau III effectuées elles aussi à la loupe.

Je les ai réalisées également au micromètre oculaire. Mais cette méthode nécessite un montage de l'animal ou de l'exuvie à la glycérine entre lame et lamelle. Elle a le désavantage de comprimer la carapace qui est naturellement bombée, de l'aplatir et d'en modifier ainsi sensiblement ses mesures exactes. Néanmoins, nous avons tenu à le faire afin de pouvoir établir une comparaison ultérieure avec les mesures de SHEN effectuées de cette façon.

La moyenne arithmétique de la longueur céphalothoracique des stades I obtenus en élevant la mégaloïde est de 1,59 mm. Les Crabes récoltés dans la nature appartiennent à ce stade puisqu'en moyenne leur taille est de 1,57 mm.

Les deux femelles (29¹ et 31¹) que nous avons suivies jusqu'à la puberté à partir d'une longueur de 1,57 mm étaient donc bien au stade I.

Comparaison avec des stades II certains.

Le tableau V (p. 462) nous donne 1,85 mm et 2,21 mm comme limites de tailles du stade II obtenu par élevage des stades I. La longueur moyenne est 1,98 mm. Celle des 27 stades supposés appartenir au stade II, récoltés dans la nature, est de 2,06 mm avec pour tailles limites 1,92 mm et 2,21 mm.

On note ici une légère diminution du taux de croissance chez les animaux obtenus en élevage.

Les deux femelles (20² et 5²) que nous avons suivies jusqu'à la puberté à partir d'une longueur céphalothoracique de 2,14 mm appartiennent bien au stade II.

Examen morphologique.

Le travail de SHEN apporte, pour les Crabes de Plymouth, une description aussi complète que possible des différents caractères de morphologie externe propres à chaque stade. Ce sont évidemment les variations affectant les pléopodes qui sont les plus marquées. Mais la dissection de l'abdomen des premiers stades est extrêmement délicate et les pléopodes à peine visibles. Je me suis alors plutôt intéressée aux caractères fournis par la carapace, caractères que j'ai retrouvés chez les Crabes de Roscoff et de Sète. La forme du bouclier dorsal permet de distinguer

les premiers stades et la présence ou l'absence de crans sur les épines latérales est également très utile. De fines cranelures apparaissent à partir du stade III sur les dents céphalothoraciques.

L'absence de tels caractères sur les femelles 20² et 5² permet d'affirmer que nous avons affaire au stade II si l'on tient compte en même temps de la taille et de la forme du bouclier dorsal.

L'abdomen permet aussi de distinguer les premiers stades. Les proportions des différents segments varient avec l'âge de l'animal.

En réunissant les différentes données concernant la taille et la forme du céphalothorax, la taille et la forme de l'abdomen, l'ornementation des dents céphalothoraciques, on peut affirmer que les femelles 29¹ et 31¹ sont, au départ, au stade I et les femelles 20² et 5² au stade II.

2. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

a) *Rang de la mue de puberté.* — Le tableau III (p. 459) met immédiatement en évidence le fait que la puberté s'établit chez les quelques femelles que nous avons élevées alors qu'elles ont effectué le même nombre de mues. Cette mue spéciale a donc ici un rang constant. Elle correspond à la onzième mue, c'est-à-dire que l'animal atteint l'état adulte au stade XII.

b) *Taille variable des femelles pubères.* — La taille des quatre femelles arrivant à la puberté n'est pas identique. Elle varie de 16,5 mm à 21,5 mm. Comment expliquer cette variabilité ? Est-elle due à une différence de tailles des mégaloques ?

Deux cas sont à envisager : la taille de départ est identique ou la taille de départ est différente.

Taille de départ identique. — Si nous considérons les femelles 20² et 5², nous observons que la longueur du stade II est la même pour ces deux individus.

Cependant, il existe à la puberté une différence de taille de 2 mm. Le nombre de mues subies par chaque animal étant le même, c'est uniquement une variabilité dans les taux de croissance qui nous conduit à ce résultat. L'augmentation du taux de croissance déjà marquée dès la première mue effectuée par 5² se maintient au cours de chaque mue successive.

Mais il n'existe pas toujours cette régularité dans le sort du taux

de croissance. Si nous considérons les Crabes 29^1 et 31^1 , nous avons ici également un départ identique : même taille de 1,57 mm. Le taux de croissance de 31^1 est supérieur à celui de 29^1 dès la première mue, mais ensuite il diminue et les deux Crabes arrivent au stade IV avec la même taille de 2,85 mm. A partir de ce stade, le taux de croissance de 31^1 reste inférieur à celui de 29^1 , ceci jusqu'à la 6^e mue puis, brutalement, il augmente à nouveau.

Ainsi donc, des animaux pubères de tailles différentes peuvent provenir d'animaux de taille égale au départ. La différence n'est pas due nécessairement à une augmentation constante du taux de croissance de certains animaux par rapport aux autres. Il peut aussi bien y avoir des variations opposées successives dans les valeurs du taux de croissance.

Taille de départ différente. — Considérons les femelles 31^1 et 20^2 . Leur stade I est certainement différent, ce qui est fort possible puisque dans la nature la taille de ces stades est déjà différente.

Le Crabe 20^2 est le plus gros au départ mais au cours de sa croissance il ne conserve pas son avance. A la 4^e mue, son taux de croissance insignifiant le rend plus petit que le Crabe 31^1 comparé au même stade. Il parvient finalement à l'état adulte à une taille inférieure à celle de 31^1 après avoir subi le même nombre de mues et tout en étant de taille supérieure au départ.

Cependant, il peut arriver qu'une différence de taille au départ se maintienne régulièrement au cours de chaque mue successive. Les Crabes arrivent alors à la puberté à des tailles différentes. C'est le cas pour 92v et 100 v de l'élevage réalisé en 1950.

En résumé, les femelles pubères pour la première fois, bien qu'effectuant le même nombre de mues depuis la naissance, ont des tailles différentes. Ceci ne provient pas toujours d'une différence de taille des stades I. Il se peut très bien que l'animal le plus petit au départ parvienne au stade pubéral à une taille dépassant celle de l'animal qui lui était supérieur. D'autre part, des animaux de taille égale au départ ne sont pas nécessairement de même taille après leurs onze mues.

Tout dépend d'une extrême variabilité des taux de croissance d'un animal à l'autre et même au cours de la croissance d'un même animal. Il peut y avoir des variations opposées : augmentation puis diminution ou stabilisation, nouvelle reprise de l'augmentation ou toute autre combinaison.

c) *Comparaison avec les résultats de A. Veillet.* — Par des élevages successifs de lots d'animaux de taille moyenne croissante, VEILLET calcule la fréquence des mues et les taux de croissance des stades successifs de la population de *Carcinus maenas* de l'Étang de Thau. Puis il choisit comme taille de départ la taille de la mégaloïpe donnée par SHEN (1,77 mm) et en appliquant à chaque mue un taux de croissance de 30 % il parvient au stade X à une taille de 18,2 mm. Dans la nature, d'après des études statistiques, la mue de puberté se placerait entre 13 et 20 mm suivant les animaux. Ainsi donc il conclut que cette mue serait la 10^e. Notre travail a porté sur les mêmes animaux de l'Étang de Thau. Nous constatons que la mue de puberté est la onzième et qu'elle se place à une taille moyenne de 15 mm. Cet ordre de taille est bien celui qui est observé par VEILLET mais, par contre, le rang que nous avons déterminé nécessite une mue supplémentaire.

Ceci est certainement dû au fait que les deux études sont réalisées dans des conditions différentes. Les taux de croissance sont par suite, dans notre élevage, beaucoup moins élevés que ceux dont s'est servi VEILLET pour calculer les tailles successives des différents stades. D'autre part, cet auteur est parti d'une taille de mégaloïpe trop forte puisqu'il a choisi le chiffre donné par SHEN (1,77).

Nous ne nous attarderons pas ici à comparer la croissance dans les deux cas. Ce que nous devons retenir, ce que nous cherchions à éclaircir d'ailleurs, c'est que la mue de puberté a un rang fixe, tout au moins pour des animaux placés dans des conditions identiques. Comme nous le verrons par la suite, il n'est pas impossible que ce rang varie suivant la répartition géographique.

Conclusion.

Chez la femelle de *Carcinus maenas*, la différenciation des caractères sexuels se fait progressivement. Du stade I au stade XII, l'abdomen s'élargit progressivement à chaque mue tout en conservant son caractère juvénile, de même les pléopodes II à V voient les endopodites l'emporter sur les exopodites. Brutalement, à la onzième mue, l'abdomen acquiert des caractères d'ornementation et de coloration particuliers en même temps qu'il s'élargit brusquement. Les pléopodes s'allongent. A la douzième mue, la croissance des pinces ralentit. Si l'on entend par puberté la possibilité pour la femelle de s'accoupler pour la première fois et de

se reproduire et non la complète réalisation des caractères sexuels, elle correspond bien alors à une mue de rang fixe qui, dans le cas de notre étude, se révèle être la onzième.

CHAPITRE II.

ÉTUDE DE LA MATURITÉ GÉNITALE ET DE SES RELATIONS AVEC LA MUE DE PUBERTÉ

Travaux antérieurs.

La mue de puberté est en général suivie par la ponte.

C'est le cas, entre autres, des femelles d'Amphipodes qui, dès l'acquisition des soies ovigères aux oostégites, s'accouplent et pondent. M.-L. LE ROUX (1933) note avec précision que la formation des soies a lieu dans l'intervalle des mues 12 et 13, en même temps que l'on peut observer par transparence à travers la cuticule, la première poussée de vitello-genèse. Il en résulte que l'apparition d'oostégites bordées de soies après la 13^e mue coïncide exactement avec la première ponte.

A. VANDEL (1924-1925) a montré que les lamelles incubatrices des Isopodes paraissent dépendre de l'activité des ovaires. Apparues au cours des mues successives ou à la mue qui précède la ponte, elles disparaissent dans tous les cas à la mue qui suit la libération des jeunes.

Les soies, de formes et positions diverses, qui facilitent la fixation des œufs ou qui contribuent à délimiter d'une façon plus parfaite la chambre incubatrice chez les *Palaemonidae* apparaissent au moment de la ponte et disparaissent quand l'activité sexuelle est passée (Ed. SOLLAUD, 1922).

Ces organes, développés chez la femelle au moment de la ponte et de l'incubation, sont évidemment difficiles à rapprocher de ceux qui se développent chez les Décapodes Brachyours au moment de la maturité génitale. D'autre part, les faits sont ici beaucoup moins nets et la corrélation entre le développement des glandes génitales et l'apparition de certains caractères sexuels n'est pas toujours évidente.

Un exemple cependant en faveur de cette corrélation est le cas de

Macropodia rostrata du groupe des Oxyrhynques. TEISSIER (1933), dont j'ai déjà parlé à propos de l'étude sur la croissance des variants sexuels, montre que chez la femelle une seule mue fait passer l'abdomen de sa forme adolescente étroite à la forme adulte large. Cette mue précède toujours la première ponte et il conclut à « ... une corrélation physiologique stricte entre l'établissement de la maturité sexuelle et l'apparition de la morphologie adulte ».

La croissance des gonades n'a pas fait l'objet de nombreuses études, pas plus d'ailleurs que les relations entre l'état de ces organes et la mue de puberté. D'après les quelques travaux qui suivent, on verra que la question n'est pas éclaircie. HOESTLANDT (1948), travaillant sur *Eriocheir sinensis*, a fait un examen macroscopique des gonades de plusieurs centaines de mâles et de femelles à partir d'une taille à laquelle elles commencent à évoluer (32 à 33 mm pour les femelles). L'auteur conclut à une indépendance entre la mue de puberté et l'état macroscopique des gonades. Il ne semble pas y avoir liaison étroite entre le développement des caractères sexuels d'*Eriocheir sinensis* lors de la mue de puberté et celui des ovaires.

En ce qui concerne *Carcinus maenas*, les résultats sont très variables suivant les auteurs et ceci provient de ce que les nombreuses études sont faites sur des animaux pris dans des lieux de répartition géographique différente. WILLIAMSON (1903-1904) observe que le *Carcinus* de la région de Helder (Nord de la Hollande) porte des œufs en octobre. Il ouvre un certain nombre de femelles à cette époque et remarque qu'une partie d'entre elles possède des ovaires orangés remplis d'œufs mûrs, tandis que certaines ont des ovaires incolores. Il suggère alors que les animaux à ovaires peu développés sont ceux qui viennent de muer pendant l'été précédent. D'autre part, il récolte des femelles œuvées toute l'année. Les œufs sont à différents stades de développement et il pense que la saison de ponte est plus ou moins étendue.

BROEKHUYSEN (1936) remarque que la mue de puberté a lieu pendant les mois de juillet, août et septembre. La période de ponte s'échelonne de la mi-novembre à la mi-décembre et 60 % des femelles qui viennent de faire leur mue de puberté pondent à cette époque. 40 % pondent au printemps suivant. En juillet s'effectuerait une nouvelle ponte à laquelle participeraient les femelles ayant déjà pondu durant l'hiver.

DRACH (1936), dans son étude sur la croissance allométrique et sur le dimorphisme sexuel chez les Brachyours, note un développement

des ovaires consécutif à la mue de puberté. Il est fréquent que dans la Manche le Crabe pondre dès la puberté atteinte par la femelle.

En Méditerranée, la saison de ponte paraît avoir des limites plus précises. VEILLET signale que les femelles de l'Étang de Thau effectuent leur mue de puberté en août à une taille de 22 mm. La ponte ne se place cependant qu'à la fin du mois de novembre alors que les femelles ont mué une ou deux fois depuis la mue de puberté. Ceci laisse supposer que les modifications en rapport avec la mue de puberté seraient sans liaison avec la vitellogenèse.

Y a-t-il ou n'y a-t-il pas corrélation stricte entre la maturation des ovaires et l'établissement des caractères pubéraux ?

Recherches personnelles.

A. — Étude macroscopique de la maturation des ovaires.

J'ai effectué ce travail à Roscoff, donc sur des Crabes de la Manche, où de ce fait, la possibilité d'observer un développement ovarien consécutif à la mue de puberté est plus forte qu'en Méditerranée.

J'ai examiné les ovaires de femelles récoltées par les pêcheurs de la Station pendant les mois d'août, septembre et octobre 1951 et, en même temps, ceux de femelles que j'ai suivies en élevage.

1. — RÉSULTATS STATISTIQUES.

Les femelles sont ouvertes en soulevant le bouclier dorsal. L'hypoderme décollé, on aperçoit les ovaires. Leur teinte est le seul critère du degré d'évolution de la maturité de la gonade.

Les femelles observées ont de 22 à 46 mm de long. Dans cet intervalle de tailles, les ovaires passent successivement par les teintes suivantes : transparent, translucide, crème, jaune d'or, orangé, rouge avec formation de plus en plus nette des oocytes.

a) Le tableau VI (p. 463) nous donne les résultats de l'examen des ovaires de 84 femelles pendant les mois d'août et de septembre 1951.

La figure 9 rassemble les différentes courbes de fréquence des tailles observées pour chaque teinte.

Les ovaires sont mûrs chez des femelles qui s'étendent sur une zone

de tailles de 23 mm à 45 mm. La taille la plus fréquemment observée est 34 mm.

Ils commencent à évoluer et à devenir translucides chez des femelles dont la longueur est comprise entre 25,7 mm et 33,4 mm. La taille la plus souvent observée est 30 mm.

Le déclenchement de l'évolution des ovaires se situe donc chez des femelles adultes qui, d'après la taille (30 mm) et d'après l'examen mor-

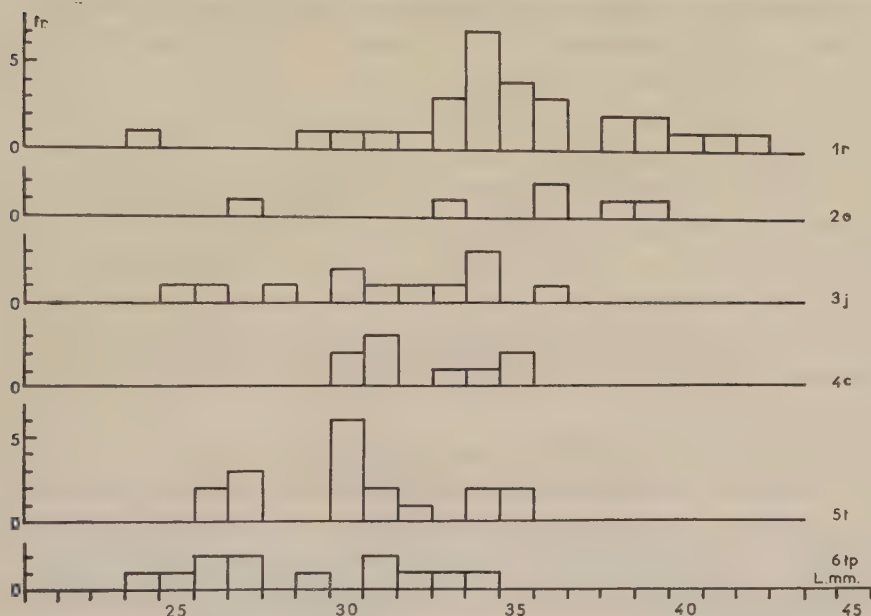


FIG. 9. — État macroscopique des ovaires de 84 femelles examinées pendant les mois d'août et septembre 1951 à Roscoff. Courbes de fréquence des longueurs pour chaque stade d'évolution.
1 r : rouge ; 2 o : orangé ; 3 j : jaune d'or ; 4 c : crème ; 5 t : translucide ; 6 tp : transparent.

phologique, sont des femelles venant de subir la mue de puberté. Jamais une femelle impubère ne présente d'ovaires translucides en voie d'évolution.

b) Le tableau VII (p. 464) et la figure 10 nous fournissent les résultats de l'examen des femelles du mois d'octobre 1951. Ils portent sur 79 animaux et on remarque :

— une nette augmentation du nombre des femelles qui présentent des ovaires jaunes, orangés et rouges par rapport au nombre des femelles à ovaires en début de développement.

— un déplacement de la maturité vers des tailles inférieures à 30 mm.

Ainsi, les femelles qui en août et septembre sont en début d'évolution, ont en octobre des ovaires mûrs. D'après leur taille, ces femelles seraient dans l'intermue qui suit la mue de puberté. Elles ne mueraient donc plus jusqu'à la ponte.

On peut supposer au contraire que certaines d'entre elles muent une ou deux fois de plus et fournissent l'année suivante le lot de femelles mûres en août que nous avons précédemment observées.

L'étude des animaux en captivité nous apporte quelques renseignements complémentaires.



FIG. 10. — État macroscopique des ovaires de 79 femelles examinées en octobre 1951 à Roscoff. Courbes de fréquence des longueurs pour chaque stade d'évolution.

1 r : rouge ; 2 o : orangé ; 3 j : jaune d'or ; 4 c : crème ; 5 ttp : translucide-transparent.

2. — RÉSULTATS D'ÉLEVAGES RÉALISÉS PARALLÈLEMENT.

a) En juillet de la même année, j'ai réalisé un élevage de 23 femelles prépubères.

La mue de puberté de ces animaux s'est échelonnée au cours des mois de juillet, août et septembre, ce qui paraît confirmer les observations de BROEKHUYSEN.

J'ai sacrifié un certain nombre de femelles à des moments plus ou moins éloignés de leur mue de puberté afin de noter l'évolution des ovaires. D'après le tableau VIII (p. 465) on remarque alors que :

— les femelles pubères en juillet présentent, 13 à 15 jours après la

mue, des ovaires crèmes et translucides. L'évolution des gonades a lieu dans l'intermue qui suit la mue de puberté ; ceci confirme les résultats statistiques. L'apparition des caractères sexuels tels que l'élargissement de l'abdomen, la pilosité et la coloration, se fait avant cette évolution.

En novembre, ces femelles commencent à pondre, ce qui confirme également nos observations statistiques et celles de BROEKHUYSEN. La maturité a demandé trois mois et dix-huit jours.

— les femelles pubères en août ont, 12 à 18 jours après la mue, des ovaires translucides. En novembre, la maturité peut être atteinte : l'une d'elles a pondu. La vitellogenèse demande dans ce cas un mois de moins que pour les femelles qui effectuent la mue de puberté en juillet.

Deux d'entre elles ont subi une nouvelle mue et leurs ovaires ne se sont pas développés. Ainsi, certaines femelles qui font leur mue de puberté à la fin de l'été ne pondent pas à l'époque de reproduction générale. Elles subissent une nouvelle mue. On expliquerait ainsi la présence dans nos observations statistiques de femelles à ovaires crèmes et translucides durant la période de reproduction. Il est fort probable que ces femelles sont celles qui ont des ovaires rouges au cours de l'été de l'année suivante.

— les femelles pubères en septembre présentent au début d'octobre des ovaires à un état de maturité déjà avancé. L'accumulation de vitellus est ici très rapide.

b) En juillet 1950, nous avons élevé quelques femelles de la Manche dans les eaux de la Méditerranée. Le tableau I (p. 453) nous a montré que la mue de puberté de ces animaux s'est effectuée de la mi-septembre à début octobre. Ces femelles ont donc atteint l'état adulte assez tard dans l'année par rapport aux époques de mue normale dans la nature. Certaines ont pondu au cours de l'hiver 1950 et au printemps 1951, c'est-à-dire 4, 5 ou 6 mois après la mue de puberté sans avoir mué dans l'intervalle. Après la ponte, elles ont mué une ou deux fois au cours de l'année suivante.

Certaines n'ont pas pondu et ont mué une fois de plus en fin d'année 1950 et deux fois l'année suivante.

Ces résultats expérimentaux n'ont pas grande valeur. Nous en reparlerons au sujet de la croissance. Nous pouvons cependant dire tout de suite que, contrairement à ce que pense BROEKHUYSEN, le Crabe peut muer plus d'une fois au cours de l'année qui suit la maturité sexuelle.

Nos résultats seraient en accord avec ceux de WILLIAMSON quoique

nous obtenions des mues moins nombreuses. Mais nous pouvons penser à une influence de la captivité qui modifierait le rythme des mues.

Ce que nous pouvons retenir, c'est que le développement des caractères sexuels de la mue pubérale n'est pas toujours lié à une maturation des ovaires.

RÉSUMÉ.

De ces observations statistiques et expérimentales, on déduit que :

— Chez la femelle de *Carcinus maenas* de Roscoff les ovaires commencent à évoluer alors que les caractères sexuels dits pubéraux sont déjà présents.

— Les femelles qui atteignent la puberté en juillet et en août mûrissent leurs ovaires pendant tout le temps qui les sépare de la période de maturité génitale qui a lieu en octobre-novembre.

— Les femelles qui atteignent la puberté plus tardivement dans l'année peuvent subir deux sorts différents : ou elles mûrissent rapidement leurs ovaires et pondent en hiver ou elles muent une seconde fois et il semble bien alors qu'elles fassent partie du lot de femelles qui, en août de l'année suivante, présentent des ovaires rouges.

B. — Étude histologique de l'ovaire au moment de la mue de puberté.

S'il paraît évident que la maturation de l'ovaire soit sans relation avec le développement des caractères sexuels à la puberté, rien n'empêche de supposer que des phénomènes autres que la vitellogenèse ne se produisent dans l'ovaire au moment de la mue critique ou que tout autre élément que les ovogonies ne soit responsable des modifications pubérales.

Ce sont les raisons pour lesquelles j'ai réalisé des coupes d'ovaires avant et après la mue de puberté.

Les fragments d'organes sont fixés au Bouin ordinaire et colorés à l'hémalun-éosine.

1. — AVANT LA MUE DE PUBERTÉ.

Coupe transversale d'un fragment d'ovaire prélevé sur une femelle de 20 mm de long.

Les ovaires sont transparents. Sur coupes, on note une structure identique à celle d'un ovaire d'*Eriocheir sinensis* de 16 mm (HOESTLANDT, 1948).

— A la périphérie, une zone étroite d'oocytes peu nombreux en période d'accroissement. De très nombreuses cellules nourricières entourent les groupes d'oocytes qui forment ainsi des bandes longitudinales. Cette zone externe est souvent lacuneuse.

— Une zone plus interne constituée par de jeunes oocytes à différents stades de division et par des oocytes légèrement plus gros mais qui ne contiennent pas encore de vitellus.

— Au centre, une importante masse granuleuse indivise où l'on distingue des oocytes phagocytés et des noyaux d'oocytes plus ou moins digérés. On retrouve ici la phase d'involution décrite par HOESTLANDT.

Coupe transversale d'un fragment d'ovaire prélevé sur une femelle prépubère de 24 mm de long.

— A la périphérie, les oocytes en période d'accroissement, serrés les uns contre les autres, sont plus gros et plus nombreux. Des cellules nourricières s'infiltrant entre eux. Certains oocytes sont entourés d'une gaine de cellules folliculaires très aplaties et provenant sans doute des cellules nourricières. On obtient ainsi un tissu beaucoup plus compact, bien que toutefois quelques oocytes soient dégénérés.

— La zone centrale est très réduite et beaucoup moins granuleuse. Elle est envahie par des cellules nourricières et de nombreux jeunes oocytes à différents stades de division (leptotène, diplotène) qui entourent des groupes d'oogonies.

2. — APRÈS LA MUE DE PUBERTÉ.

Coupe transversale d'un fragment d'ovaire en évolution.

Sa teinte est jaune crème. On note immédiatement un accroissement considérable des oocytes de la périphérie qui sont bourrés de vitellus fortement éosinophile. Les cellules nourricières sont peu nombreuses, des cellules folliculaires entourent les oocytes. Dans la région centrale, on remarque des oocytes plus jeunes et une lumière assez importante.

Coupe transversale d'un fragment d'ovaire à un stade de maturation plus avancé.

Prélevé 24 jours après la mue de puberté, en octobre, il est jaune d'or. Sa structure microscopique est la même que celle du fragment précédent avec des oocytes qui ne cessent de s'accroître.

Les résultats principaux que l'on peut tirer de cette étude sont les suivants :

— L'accroissement des oocytes débute avant la mue de puberté sans jamais toutefois atteindre l'ampleur brutale que l'on remarque après cette mue et qui se traduit par une accumulation de vitellus, d'où le changement de teinte des ovaires.

— Dans l'intermue qui précède la mue de puberté, l'ovaire présente une structure beaucoup plus homogène qu'au stade précédent et il semble exister une période d'activité assez nette qui n'est peut-être pas sans intérêt.

— A côté des oocytes, on remarque d'autres cellules : cellules nourricières et cellules folliculaires. Les cellules folliculaires seraient liées au stade prépubère et aux stades postérieurs.

Peut-être pouvons-nous considérer ces cellules et non les cellules sexuelles proprement dites comme les agents responsables, directement ou indirectement, des modifications morphologiques. Rien n'est plus tentant en effet que de les assimiler aux cellules interstitielles des gonades des Vertébrés.

CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE

J'ai fait une étude de la puberté de la femelle de *Carcinus maenas* en suivant pendant un an des animaux en élevage.

Il est entendu que nous désignons par puberté, chez la femelle, l'aptitude à la copulation.

1. — Le passage de l'état impubère à l'état adulte, c'est-à-dire la mue qui donne la femelle capable de s'accoupler pour la première fois, se distingue des autres mues précédentes par des transformations brutales affectant l'ornementation de l'abdomen. J'ai remarqué au cours de cette étude qu'il existait une très forte variabilité dans l'intensité des modifications d'ornementation telles que l'augmentation de la longueur des soies abdominales, la coloration, et que certaines femelles prépubères pouvaient présenter ces caractères, d'une façon assez atténuée il est vrai.

Seuls l'accouplement et la trace que laisse l'abdomen du mâle sur la cuvette céphalothoracique de la femelle permettent d'affirmer que nous avons affaire à une femelle adulte.

2. — L'étude de la croissance relative de l'abdomen a mis en évidence une grande variabilité des femelles prépubères dans le rapport de féminisation de l'abdomen alors que les femelles pubères s'écartent très peu d'un rapport type, donc d'une forme type.

Cette mue critique n'apporte pas à la femelle tous ses caractères adultes puisque nous avons observé une seconde discontinuité à la mue suivante qui marque un ralentissement dans la croissance relative de la pince. La forme du céphalothorax ne subit aucune modification importante. Si l'on entend par puberté la réalisation totale des caractères sexuels adultes, il est évident que celle-ci nécessite deux mues.

3. — Par des mesures de la longueur céphalothoracique des différents stades de femelles élevées dès le stade I ou II, j'ai pu déterminer le stade atteint par la femelle de Sète au moment où elle effectue la mue de puberté. C'est le stade XII, donc la onzième mue. Le rang de cette mue est fixe, tout au moins chez les quelques individus élevés jusqu'à ce stade. Une excessive variabilité dans les taux de croissance d'un animal à l'autre, et même au cours de la croissance individuelle, suffit à expliquer les différences de taille atteignant parfois 5 mm entre les femelles qui vont faire la mue de puberté.

4. — On a très souvent établi une corrélation entre l'activité génitale et le développement des caractères adultes¹. J'ai suivi quelques animaux en élevage en même temps que j'ai observé dans la nature la maturation des gonades de la femelle.

La vitellogenèse ne s'effectue que lorsque la mue de puberté a eu lieu. Elle débute dans l'intermue qui suit cette mue. La ponte a lieu à une époque assez fixe de l'année, même dans la Manche où elle se situe en novembre-décembre. La maturation des gonades est plus ou moins longue suivant que l'époque de la ponte est plus ou moins éloignée de celle de la mue de puberté, au cours d'une même année. Il arrive que le Crabe mue une seconde fois avant de pondre. On ne retrouve pas chez ce Crustacé la corrélation stricte : mue, accouplement, ponte, comme c'est le cas chez beaucoup d'autres.

L'étude histologique des ovaires prouve que l'ovogenèse commence avant la mue de puberté. D'autre part, il existe non seulement des cellules sexuelles mais aussi des cellules nourricières et folliculaires dont le rôle est peut-être plus important qu'on ne le suppose.

1. C'est-à-dire de certains caractères morphologiques externes qui apparaissent soit au moment de l'accouplement, soit postérieurement à celui-ci.

DEUXIÈME PARTIE

MISE EN ÉVIDENCE DE VARIÉTÉS RACIALES
CHEZ *CARCINUS MAENAS*

La seconde partie de ce travail est une étude comparée de deux populations de *Carcinus maenas*, géographiquement isolées.

Au cours de plusieurs séjours dans les laboratoires maritimes de Roscoff et de Sète en particulier, j'ai remarqué que la mue de puberté de la femelle présentait des modalités variables suivant les populations et qu'elle pouvait même être considérée comme un critère de distinction entre les races méditerranéenne et atlantique. Il m'a paru alors intéressant d'approfondir cette étude comparative.

Dans un premier chapitre, j'exposerai les principales différences morphologiques qui existent entre le *Carcinus maenas* de Sète et celui de Roscoff.

Dans un second chapitre, je ferai part de mes propres observations et données expérimentales sur leur biologie.

Puis, après un rappel de quelques faits géologiques sur la configuration des mers anciennes, je tenterai d'interpréter la spéciation en deux sous-espèces ou deux races, du *Carcinus maenas* considéré jusqu'à présent comme une espèce monotypique.

CHAPITRE III.

MORPHOLOGIE EXTERNE DU CRABE *CARCINUS MAENAS*
DE LA MANCHE ET DU CRABE DE LA MÉDITERRANÉE
COMPARAISON

C'est un fait connu que les Crustacés, en particulier de nombreux Brachyrrhynques Cyclométopes, présentent des variations morphologiques importantes suivant les régions qu'ils peuplent. De telles varia-

tions locales ont conduit les systématiciens à créer d'innombrables espèces nouvelles. M. VEILLET avait déjà été frappé, en 1945, par l'aspect différent des Crabes qu'il utilisait à Sète comme matériel d'étude et des Crabes de l'Atlantique. Il m'a suggéré alors qu'une observation attentive permettrait certainement de déceler les caractères distinctifs. C'est en effet le résultat auquel je suis parvenue (Dèmeusy et Veillet 1953).

Le Crabe enragé de la Manche se distingue de celui de la Méditerranée par toute une série de caractères morphologiques. Certains sont d'ordre qualitatif et différencient nettement les deux formes, tandis que d'autres, d'ordre quantitatif, sont, à première vue, beaucoup moins évidents. Je passerai successivement en revue le céphalothorax, les appendices et l'abdomen d'un individu de chaque région : Roscoff ou Luc-sur-Mer pour la Manche, Sète ou Banyuls pour la Méditerranée.

A. — Céphalothorax.

Sa forme.

1. — OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES.

Pour une même longueur du céphalothorax, le Crabe de la Méditerranée, adulte ou juvénile, paraît moins large et plus bombé que celui de la Manche. Il présente un aspect général plus trapu. Une vue dorsale d'un individu de

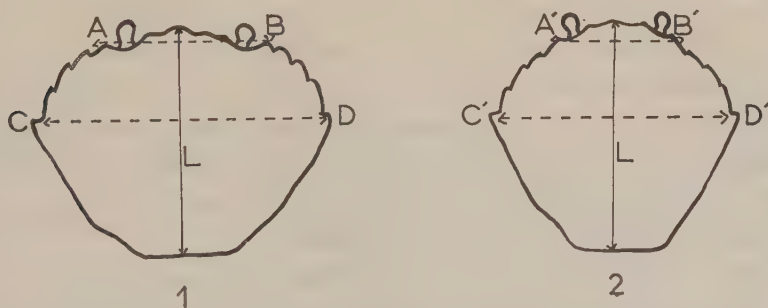


FIG. 11. — Schémas du bouclier dorsal de *Carcinus maenas* à Sète et à Roscoff. — 1 = Roscoff. — 2 = Sète.
— AB et A'B' = largeur frontale. — CD et C'D' = largeur. — L = longueur.

chacune de ces régions peut être représentée grossièrement par les schémas de la figure 11. Il semble que les grandeurs intéressantes à comparer soient d'une part l'épaisseur de l'animal, d'autre part sa largeur frontale AB et sa largeur céphalothoracique CD. Mais ce ne sont là qu'observations

macroscopiques et elles ne sauraient apparaître d'une façon vraiment objective et valable qu'à la suite d'une étude biométrique. C'est ici que la biométrie, prend toute sa signification. C'est à partir du moment où l'on possède les résultats d'une étude descriptive et où l'on entrevoit certaines hypothèses d'ordre biologique, qu'entre en jeu la biométrie. Les méthodes de calcul statistique vont nous permettre à l'aide de nombreuses mesures, de démontrer ou de nier l'existence réelle de telles observations.

Puisque nous entreprenons l'étude biométrique de la forme du céphalo-thorax, nous pourrons juger également de la validité d'une observation qui nous a toujours étonné : nous avons souvent constaté que les individus mâles étaient plus larges que les femelles. Dans une récolte de gros Crabes, il est possible de distinguer sans trop d'erreurs les mâles des femelles, ceci à la seule vue de leur bouclier dorsal, sans retourner l'animal pour en examiner les caractères sexuels de l'abdomen. La largeur du mâle est-elle réellement supérieure à celle de la femelle, ou une vue d'ensemble, déformée par certains détails morphologiques, est-elle la cause de cette distinction ?

2. — ÉTUDE BIOMÉTRIQUE.

Matériel — Mesures — Graphiques. — Plusieurs récoltes ont été faites aussi bien à Sète qu'à Roscoff, pour obtenir une gamme de longueurs céphalothoraciques aussi large que possible. Elle s'étend de 6 à 50 mm. environ. Les mâles sont séparés des femelles.

Les mesures des trois dimensions : largeur (l.), épaisseur (Ép.), largeur frontale (l. f.) et la réalisation des graphiques relatifs à chaque population et à chaque sexe sont conduites de la même façon que pour l'étude des variations de la forme du céphalo-thorax en fonction de la puberté (p. 292).

A chaque grandeur étudiée correspondent deux graphiques, l'un pour les mâles, l'autre pour les femelles, de sorte que nous obtenons douze graphiques désignés de la façon suivante :

	Sète		Roscoff	
	—		—	
Largeur/longueur.....	l. ♂ S	l. ♀ S	l. ♂ R	l. ♀ R
Largeur frontale/longueur ..	l.f. ♂ S	l.f. ♀ S	l.f. ♂ R	l.f. ♀ R
Épaisseur/longueur	Ep. ♂ S	Ep. ♀ S	Ep. ♂ R	Ep. ♀ R

(Fig. 12 à 23).

Calcul des coefficients d'allométrie et de leurs erreurs types.

Considérons deux dimensions L_1 et L_2 . Nous avons vu (p. 279) que la loi de croissance relative s'exprimait en coordonnées logarithmiques sous la forme $\log. L_1 = \alpha \log. L_2 + \log. b$. Pour plus de facilité, nous désignerons cette nouvelle équation de la façon suivante : $y = \alpha x + \beta$ où $y = \log. L_1$, $x = \log. L_2$, $\beta = \log. b$.

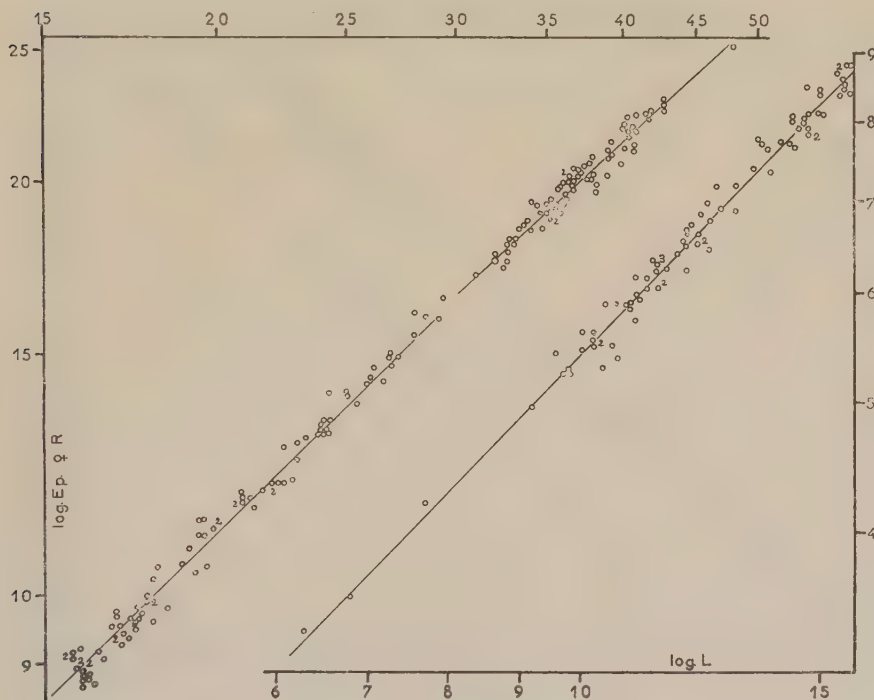


FIG. 12. — Variations de l'épaisseur du Crabe en fonction de la longueur du céphalothorax chez les ♀ de Roscoff.. (Coordonnées logarithmiques).

Choix entre une ou plusieurs droites d'allométrie.

Même avec de très nombreux exemples, il est parfois difficile de distinguer entre une irrégularité du tracé des points figuratifs reflétant un véritable changement dans le mode de croissance relative et une irrégularité due aux variations fortuites dans les échantillons mesurés.

Toute interprétation de données biométriques fait intervenir un jugement personnel, puisque l'on doit décider, avant tout calcul, quelle sera

la meilleure représentation des points figurés, autrement dit, si nous ferons appel à une seule ou à plusieurs droites successives d'allométrie.

Dans notre cas, les points représentatifs de chaque courbe ont été divisés en 3 sections (S1, S2, S3) car, pour chaque grandeur étudiée, on retrouve les mêmes variations avec la longueur des individus que précédemment (p. 293). Mais le but de ce travail étant essentiellement de comparer des droites homologues de croissance relative, nous limiterons cette comparaison à une seule droite par grandeur étudiée.

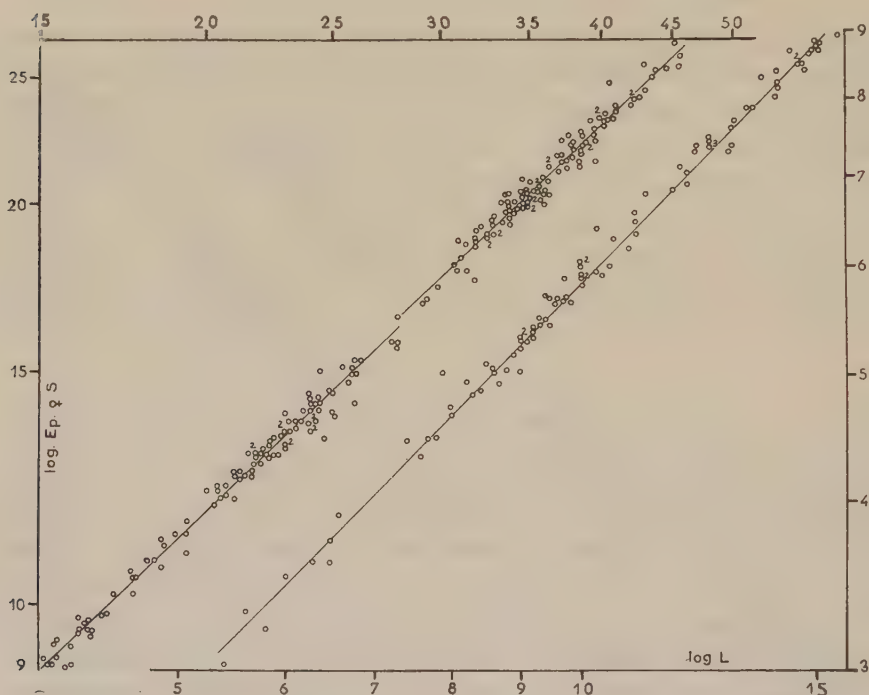


FIG. 13. — Variations de l'épaisseur du Crabe en fonction de la longueur du céphalothorax chez les ♀ de Sète. (Coordonnées logarithmiques).

Calcul de α et de β .

Considérons x comme la variable indépendante et y comme la variable dépendante. Théoriquement, il existe pour chaque valeur de x une population infinie de valeurs de y distribuées autour d'une certaine valeur moyenne $\bar{y}$. y est par conséquent une fonction de x et la représentation graphique des variations de $\bar{y}$ est la ligne de régression de y en x . Dans le cas étudié ici, nous savons que cette ligne est la droite d'allométrie :

$Y = \alpha x + \beta$. On démontre que cette droite passe par le point qui a pour abscisse la moyenne des x et pour ordonnée la moyenne des y .

$$Y - \bar{y} = \alpha (x - \bar{x})$$

Parmi l'infinité de droites qui passent par ce point, on choisit celle pour laquelle la somme des carrés des distances des points (x, y) pour une même valeur de x au point (x, Y) de la droite est minimum ; en d'autres termes, on rend minimum la variance de $y - Y$.

$S (y - Y)^2$ minimum qui s'écrit :

$$S (y - \bar{y} - \alpha (x - \bar{x}))^2 \text{ minimum.}$$

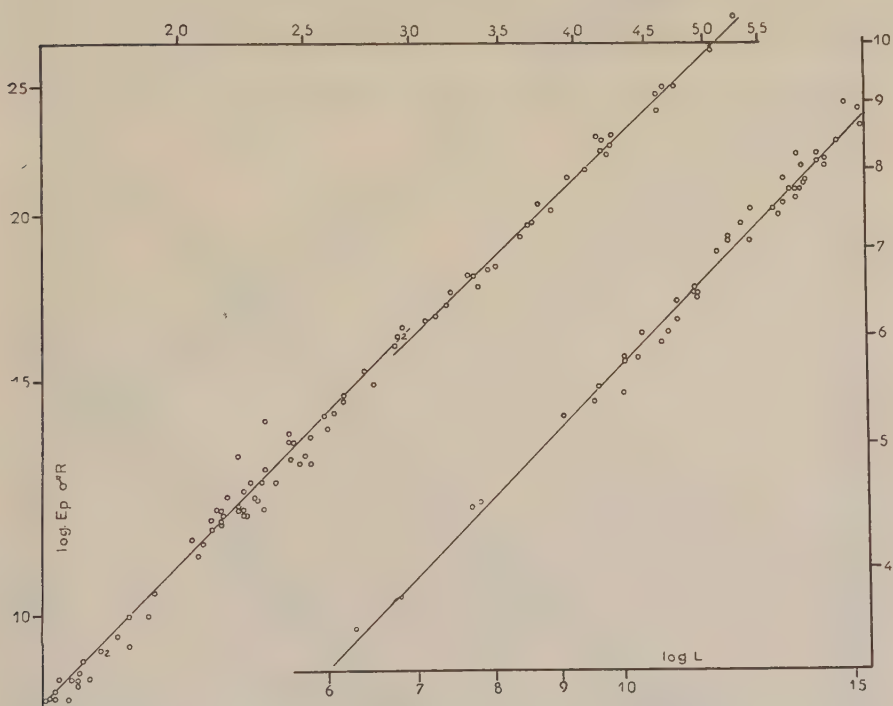


FIG. 14. — Variations de l'épaisseur du Crabe en fonction de la longueur du céphalothorax chez les ♂ de Roscoff. (Coordonnées logarithmiques).

Cette condition est réalisée quand la dérivée de $S (y - Y)^2$ par rapport à α est nulle. On obtient :

$$\alpha = \frac{S (y - \bar{y}) (x - \bar{x})}{S (x - \bar{x})^2}$$

Le terme $\frac{S (y - \bar{y}) (x - \bar{x})}{n - 1}$ est la covariance de x et de y .

Le terme $\frac{S (x - \bar{x})^2}{n - 1}$ est la variance de x .

Pour faire les calculs, on se sert des identités :

$$S (y - \bar{y}) (x - \bar{x}) = S (xy) - \frac{S x \cdot S y}{n}$$

$$S (x - \bar{x})^2 = S (x^2) - \frac{(S x)^2}{n}$$

Nous avons considéré tous les points des graphiques d'allométrie et utilisé les logarithmes décimaux des grandeurs mesurées comme variables x et y . Les calculs ont été effectués à la machine à calculer.

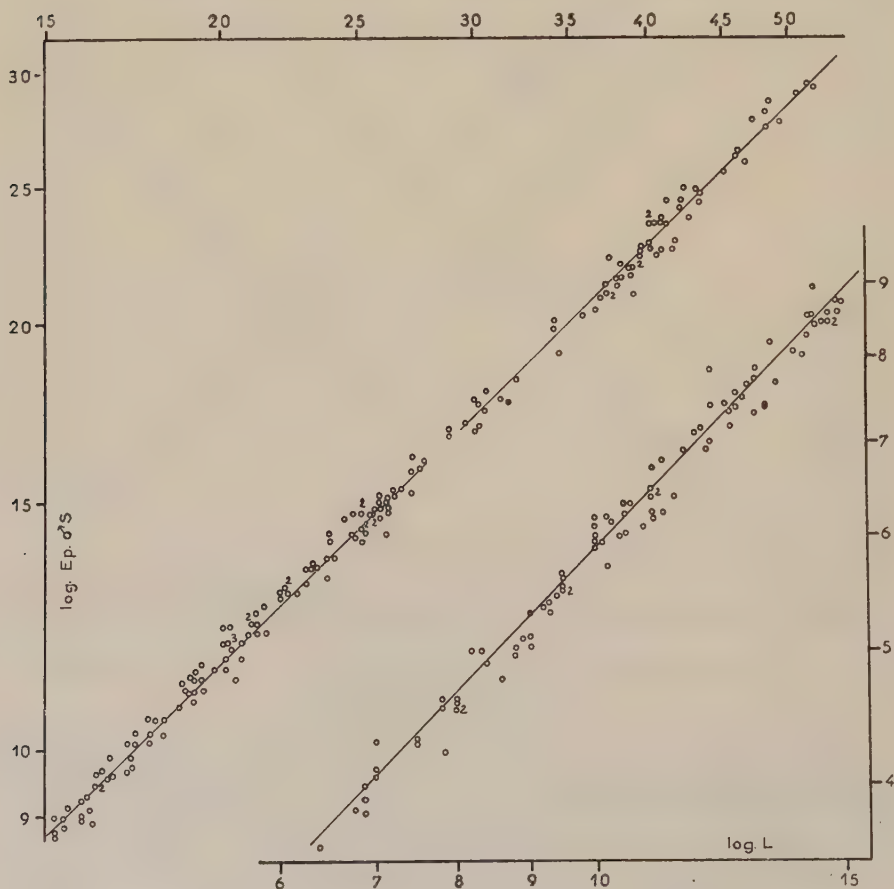


FIG. 15. — Variations de l'épaisseur du Crabe en fonction de la longueur du céphalothorax chez les ♂ de Sète. (Coordonnées logarithmiques).

Comparaison des droites obtenues.

Les coefficients d'allométrie α et β étant calculés, il s'agit maintenant de comparer les deux droites homologues correspondant à une série de mesures dans les deux populations.

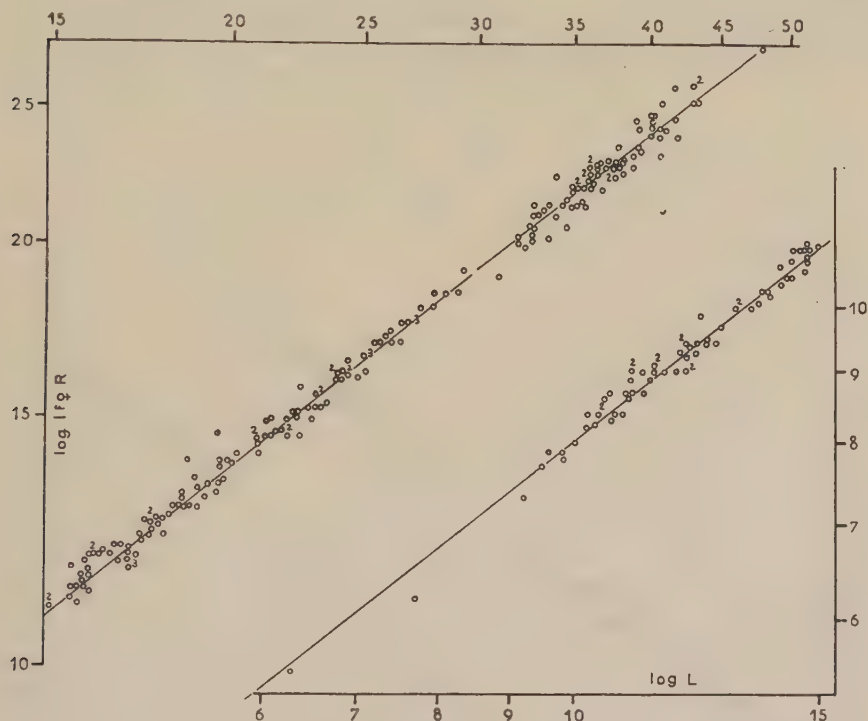


FIG. 16. — Variations de la largeur frontale du céphalothorax en fonction de sa longueur chez les ♀ de Roscoff, (Coordonnées logarithmiques).

Il se peut que le simple examen visuel permette de déceler des différences entre les droites ; dans ce cas, il importe de confirmer que les différences observées sont significatives. D'autre part, une différence réelle prouvée par le calcul statistique peut paraître moins évidente à l'œil. Aussi avons-nous entrepris de déterminer les erreurs types de α et de β .

Nous avons naturellement recherché en premier lieu si deux droites homologues ne sont pas parallèles en calculant les erreurs types de α . Si les droites ne sont pas parallèles, il n'est pas nécessaire de calculer les erreurs sur β . Ce calcul s'imposera si les pentes sont les mêmes pour

prouver que les deux droites sont confondues ou distinctes l'une de l'autre.

Calcul des erreurs types de α .

Nous avons vu que α est calculé de façon à rendre nulle la variance de $y - Y$. Désignons par σ^2 la variance de y pour une valeur déterminée de x ; nous supposons que σ^2 reste constant quand x varie et, dans ce cas, on montre que la variance de α est :

$$\frac{\sigma^2}{S (x - \bar{x})^2}$$

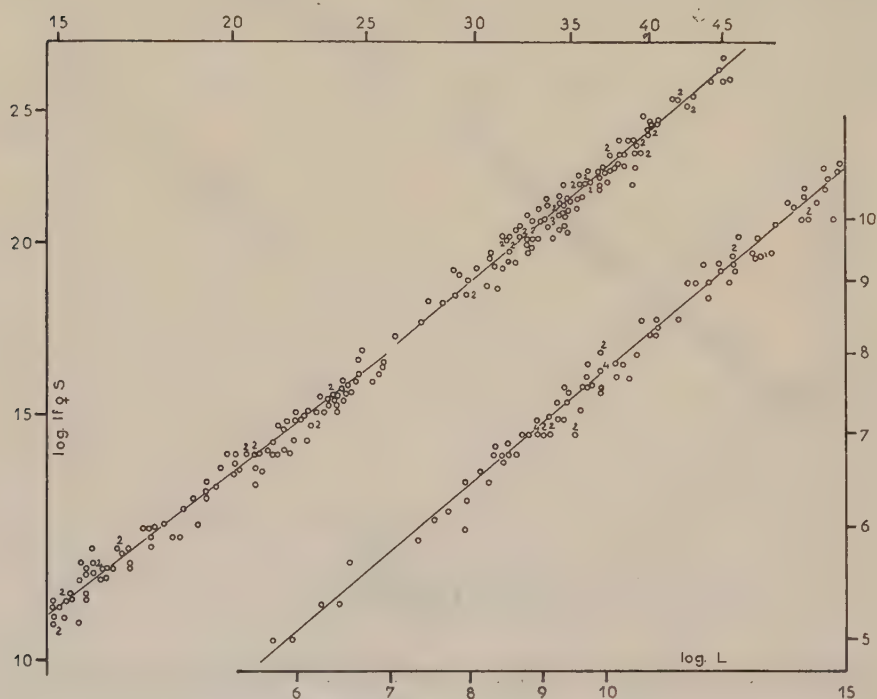


FIG. 17. — Variations de la largeur frontale du céphalothorax en fonction de sa longueur chez les ♀ de Sète. (Coordonnées logarithmiques).

Dans le cas où nous disposons de n mesures, il est possible d'estimer σ que nous ne connaissons évidemment pas. Cette estimée, d'après REEVE est : $S^2 = \frac{S (y - Y)^2}{n - 2}$. Par conséquent, la variance de α est : $\frac{S^2}{S (x - \bar{x})^2}$ l'erreur type devient : $\frac{S}{\sqrt{S (x - \bar{x})^2}}$.

Pour comparer les races I (Roscoff) et II (Sète), nous calculons les erreurs types de α_1 et α_{II} et l'erreur type de la différence entre les α . Nous avons, conformément aux indications de L'HERITIER, calculé S^2 en groupant les données obtenues avec les deux races :

$$(n_I + n_{II}) S^2 = S_I (y - Y)^2 + S_{II} (y - Y)^2.$$

Le nombre de mesures étant fort grand, nous conclurons à une différence significative des deux valeurs de α si la différence entre les α est supérieure à deux fois l'erreur type de la différence.

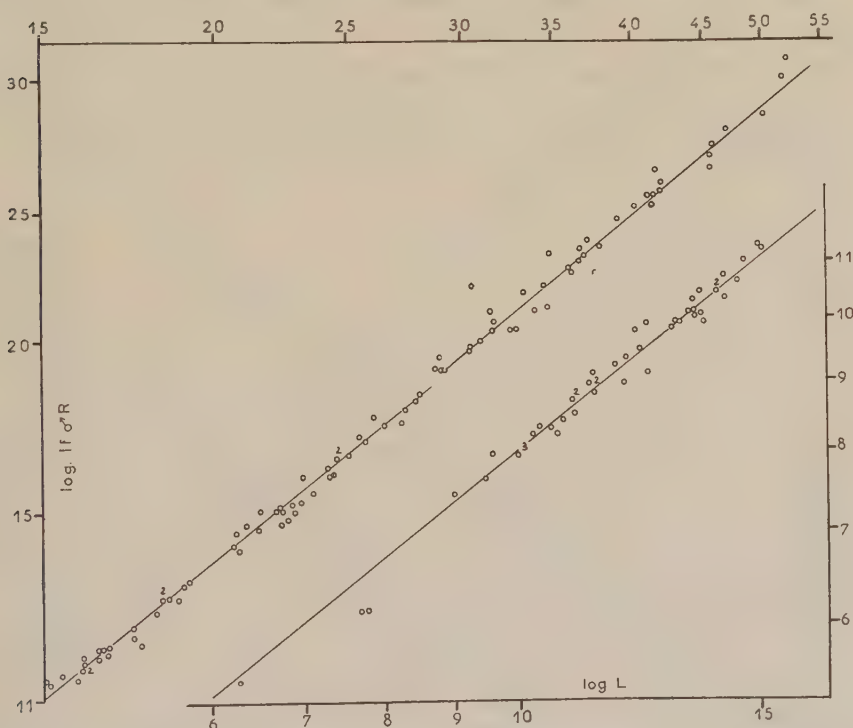


FIG. 18. — Variations de la largeur frontale du céphalothorax en fonction de sa longueur chez les ♂ de Roscoff. (Coordonnées logarithmiques).

Calcul des erreurs types de β .

On démontre aussi que la variance de β est $\frac{\sigma^2}{n}$. En remplaçant σ^2 par son estimée $S^2 = \frac{S (y - Y)^2}{n - 2}$ la meilleure estimation de l'erreur type de β est $\frac{S}{\sqrt{n}}$. Chaque fois que les deux droites auront le même

coefficient angulaire, nous calculerons les erreurs des deux valeurs de β pour établir si les deux droites sont confondues ou non.

RÉSULTATS.

Les résultats du calcul des coefficients de croissance relative des trois grandeurs mesurées (l., l.f., Ep.) chez les femelles de Roscoff sont donnés dans le tableau IX, p. 466.

Ceux relatifs aux femelles de Sète figurent dans le tableau X, p. 467.

Ceux relatifs aux mâles de Roscoff figurent dans le tableau XI, p. 468.

Ceux relatifs aux mâles de Sète figurent dans le tableau XII, p. 469.

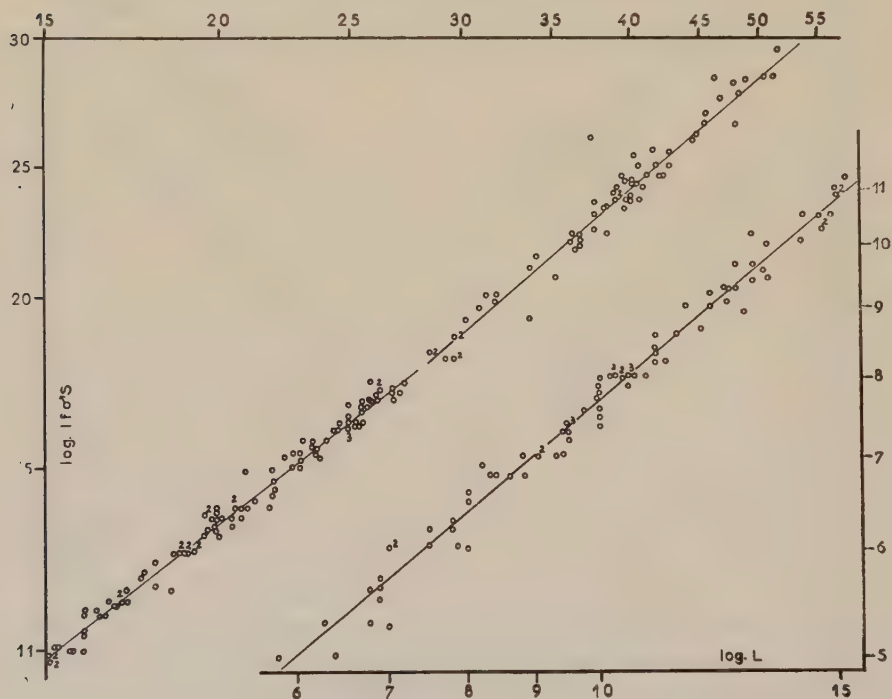


FIG. 19. — Variations de la largeur frontale du céphalothorax en fonction de sa longueur chez les ♂ de Sète. (Coordonnées logarithmiques).

Comparaison entre les droites d'allométrie homologues des femelles de chaque région.

Les valeurs de α pour Ep. et l. en fonction de L. décroissent avec les fortes tailles des femelles de chaque région. Pour l.f. le cas est un peu

différent. Une étude plus poussée de la comparaison entre les valeurs successives de α pour une même droite serait à faire afin de savoir si vraiment elles diffèrent d'une façon significative. Mais nous avons décidé de n'utiliser qu'une seule droite d'allométrie pour représenter la croissance d'une grandeur.

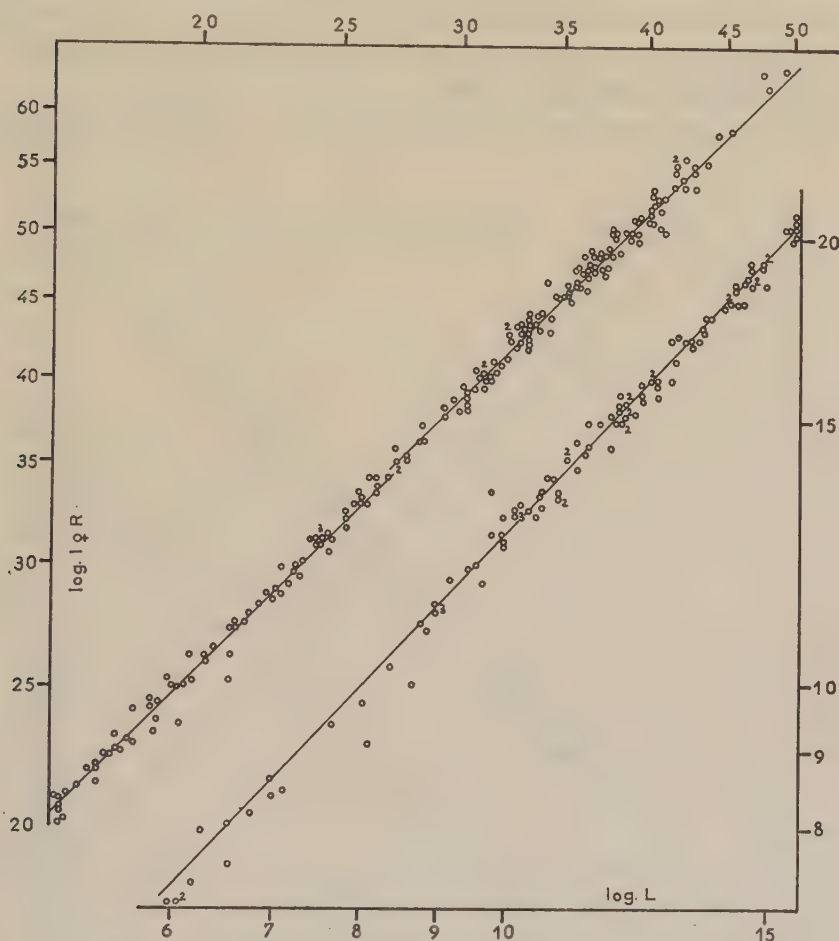


FIG. 20. — Variations de la largeur du céphalothorax en fonction de sa longueur chez les ♀ de Roscoff. (Coordonnées logarithmiques).

1. — Épaisseur. — Ainsi que le met en évidence le tableau XIII, p. 470, les deux droites d'allométrie homologues sont parallèles. L'indice origine β de la droite de Roscoff ($-0,247$) diffère indiscutablement de celui de la droite de Sète ($-0,207$).

Les femelles de Sète sont plus épaisses que celles de Roscoff et la différence ne tient pas à un coefficient de croissance relative plus important.

2 — Largeur. — Les deux droites d'allométrie homologues sont parallèles. Il existe une différence significative entre leur position ($\beta = 0,075$ pour R et $0,072$ pour S).

Les femelles de Roscoff ont donc, dès les premiers stades, un céphalothorax plus large que celles de Sète.

3. — Largeur frontale. — Les deux droites ont des pentes signifi-

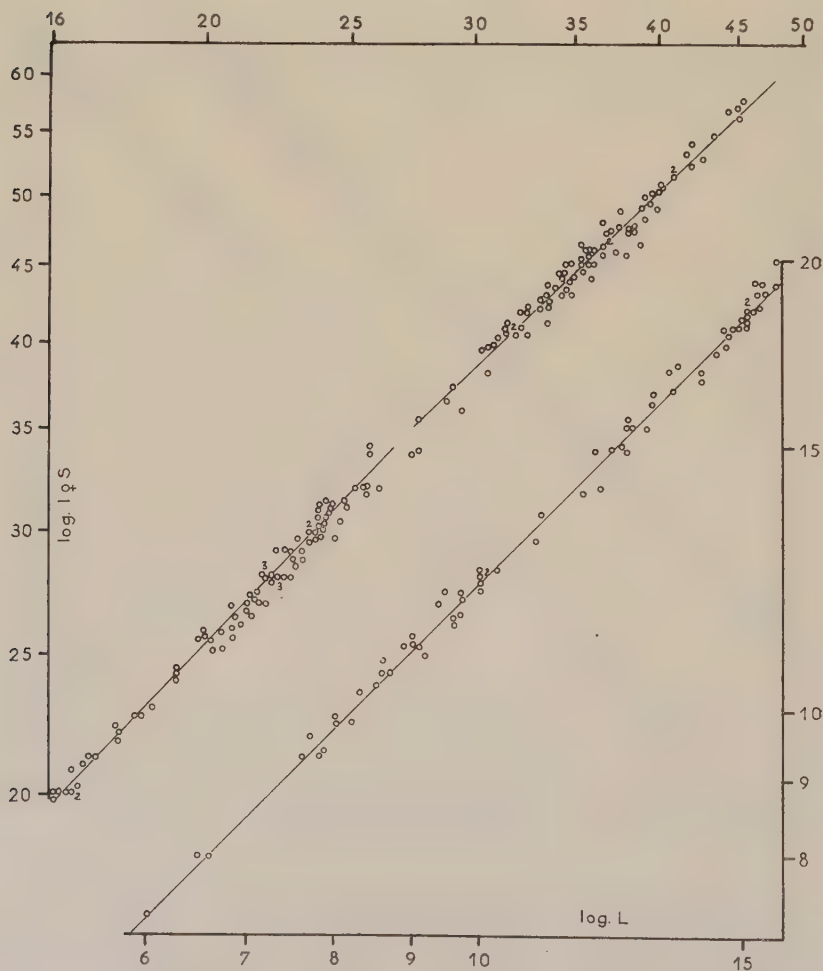


FIG. 21. — Variations de la largeur du céphalothorax en fonction de sa longueur chez les ♀ de Sète. (Coordonnées logarithmiques).

cativement différentes. La constante d'équilibre la plus élevée correspond à la croissance relative des femelles de Sète. Mais il suffit de superposer les deux droites pour voir que la courbe de Sète, bien qu'ayant une pente plus importante, ne parvient à rencontrer celle de Roscoff que pour les grandes tailles. Les femelles de la Manche ont donc une largeur frontale plus élevée que celles de Sète.

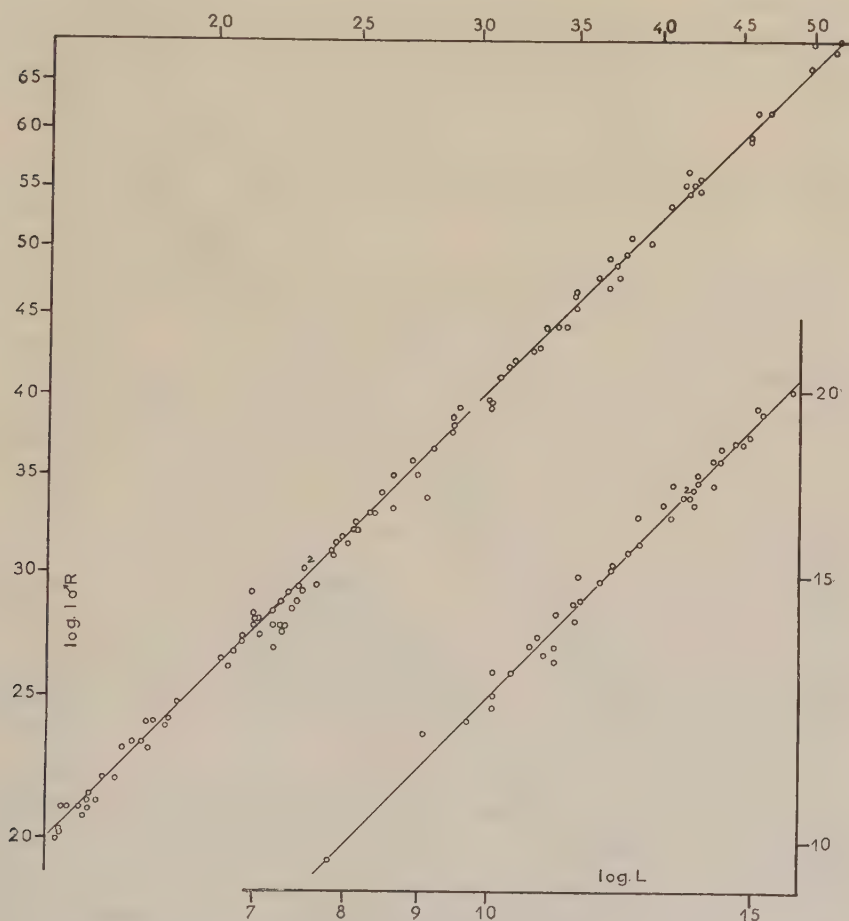


FIG. 22. — Variations de la largeur du céphalothorax en fonction de sa longueur chez les ♂ de Roscoff. (Coordonnées logarithmiques).

Comparaison entre les droites d'allométrie homologues des mâles.

La comparaison des coefficients d'allométrie de Ep., l.f., et l. des mâles de Roscoff et de Sète figure dans le tableau XIV, p. 470.

Les résultats sont peu différents de ceux que l'on obtient chez les femelles.

1. — Épaisseur. — Les deux droites ne sont pas parallèles mais la différence entre leur pente est peu significative. Par contre, la différence de position est importante. Les mâles de Sète sont plus épais que les mâles de Roscoff.

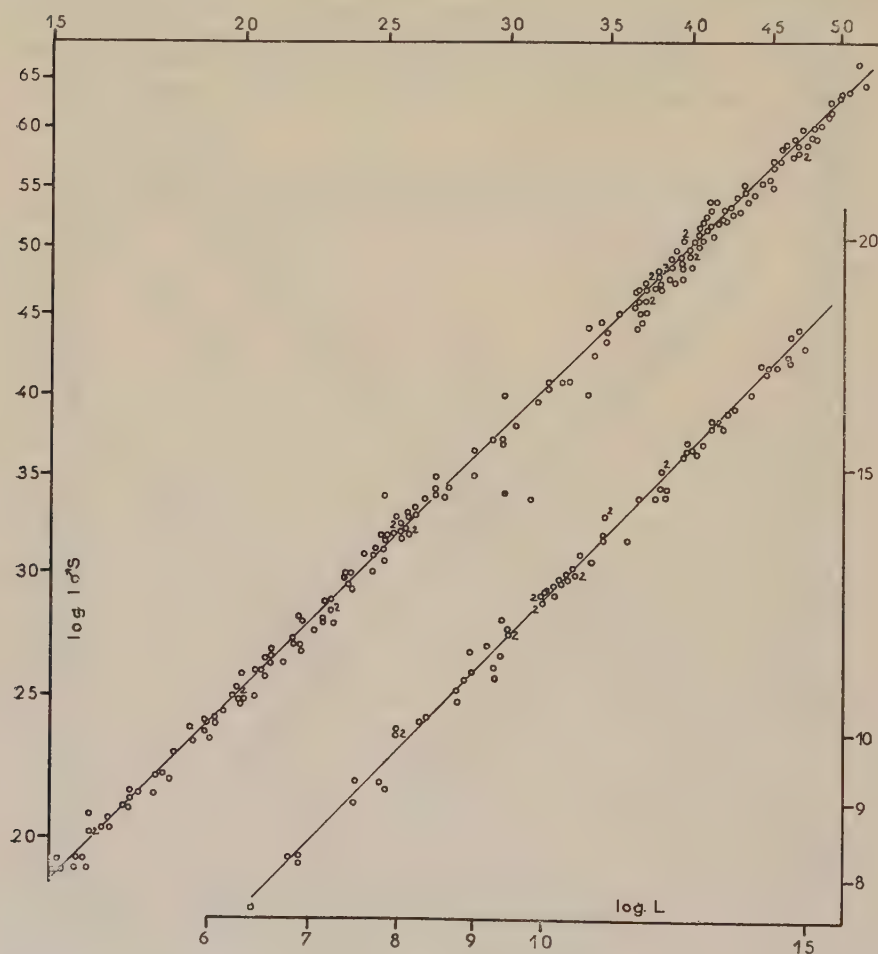


FIG. 23. — Variations de la largeur du céphalothorax en fonction de sa longueur chez les ♂ de Sète. (Coordonnées logarithmiques).

2. — Largeur. — Les droites ne sont pas parallèles. La croissance relative est plus forte à Roscoff qu'à Sète, ce qui entraîne une largeur plus importante des spécimens de la Manche.

3. — Largeur frontale. — Les deux droites sont parallèles. L'indice origine est plus élevé à Roscoff. Les mâles ont une largeur frontale plus forte dans la Manche.

Comparaison entre les droites d'allométrie homologues des individus mâles et femelles de Roscoff.

Le tableau XV, p. 471, fournit les résultats de cette comparaison.

1. — Épaisseur. — Les deux droites sont parallèles. Les valeurs des indices origines sont significativement différentes, la plus forte valeur de β correspondant aux femelles.

2. — Largeur. — Les deux droites sont confondues.

3. — Largeur frontale. — Les deux droites ont des pentes significativement différentes.

Comparaison entre les droites d'allométrie homologues des individus mâles et femelles de Sète.

D'après le tableau XVI, p. 471, on voit que seule la position des droites homologues diffère de façon significative entre mâles et femelles. Les mâles sont plus larges et moins épais que les femelles.

CONCLUSION.

Cette méthode biométrique nous a permis d'apprécier la valeur de nos observations morphologiques.

— Nous avons pu juger de la validité des différences que nous avions pressenties dans l'allure générale des Crabes de Roscoff et celle des Crabes de Sète.

Nous pouvons à présent affirmer que les Crabes de la Manche et les Crabes de la Méditerranée n'ont pas exactement la même forme, les différences observées étant statistiquement valables. Le Crabe de la Manche est moins trapu que celui de la Méditerranée. Ceci est dû à une épaisseur moins forte et à une largeur du céphalothorax (largeur totale et largeur frontale) plus importante.

Ces différences proviennent, soit d'un coefficient de croissance relative des grandeurs étudiées plus élevé dans une région que dans l'autre, soit d'une valeur initiale de ces grandeurs, propre à chaque race.

— Nous pouvons également conclure que la forme du céphalothorax de *Carcinus maenas* présente des différences liées au sexe de l'animal.

Ces différences seraient encore plus nettes, semble-t-il, dans les régions méditerranéennes. Les mâles seraient moins épais et plus larges que les femelles, ce qui leur confère une forme plus étalée. Je crois que l'épaisseur et certains détails morphologiques tels que l'orientation des dents céphalothoraciques et la disposition des irrégularités de la carapace jouent un plus grand rôle dans cette apparence d'étalement que la largeur réelle de l'animal.

Son ornementation.

1. — CRABES ADULTES ET JUVÉNILES.

Surface du céphalothorax (fig. 24).

La surface du céphalothorax des Crabes de la Méditerranée est beaucoup plus tourmentée que celle des Crabes de la Manche.

Les régions cardiaque, hépatiques et branchiales sont séparées par des sillons plus profonds. Plus profondément marqués également sont les sillons qui séparent l'une de l'autre chaque dent céphalothoracique. Il se forme alors une arête aigüe qui, de la pointe de chaque dent, se dirige vers le centre du céphalothorax. Ces arêtes se réduisent à des bosses adoucies chez le Crabe de la Manche. Cet aspect tourmenté est encore plus frappant chez les jeunes individus de 10 à 12 mm que chez les adultes.

Les granules ou concrétions calcaires de la carapace sont légèrement plus gros chez les spécimens de la Manche.

La carapace du Crabe méditerranéen est souvent rugueuse, hérissée de petites aspérités et de quelques soies. Celle du Crabe de la Manche, quelle que soit sa taille, est toujours lisse et unie.

Coloration. — Adulte, le Crabe de Sète est toujours vert foncé (tirant sur le rouge lorsqu'il porte une Sacculine). Les jeunes individus présentent des taches blanches ou colorées qui disparaissent d'ailleurs assez rapidement au cours de la croissance.

Les jeunes *Carcinus* de Roscoff sont extrêmement riches en tons variés qu'ils conservent généralement jusqu'à la puberté (en élevage) pour prendre alors une teinte souvent bleu-violacé. Des pêches effectuées à Ouistreham et à Quiberon confirment cette tendance qu'ont certains Crabes de la Manche ou de l'Atlantique à acquérir à l'état adulte une couleur violacée.

Cette différence de couleur entre les spécimens de Sète et ceux de Roscoff ou de Ouistreham serait peut-être due à une adaptation des animaux à la couleur de l'habitat. A Sète en effet, ils peuplent uniquement les herbiers, alors qu'en Bretagne ils se cachent dans les rochers ou courent sur le sable. L'hypothèse d'une influence de la nourriture pourrait peut-être aussi être retenue car c'est elle qui apporte à l'animal certains pigments tels que le β carotène (LENEL, 1953).

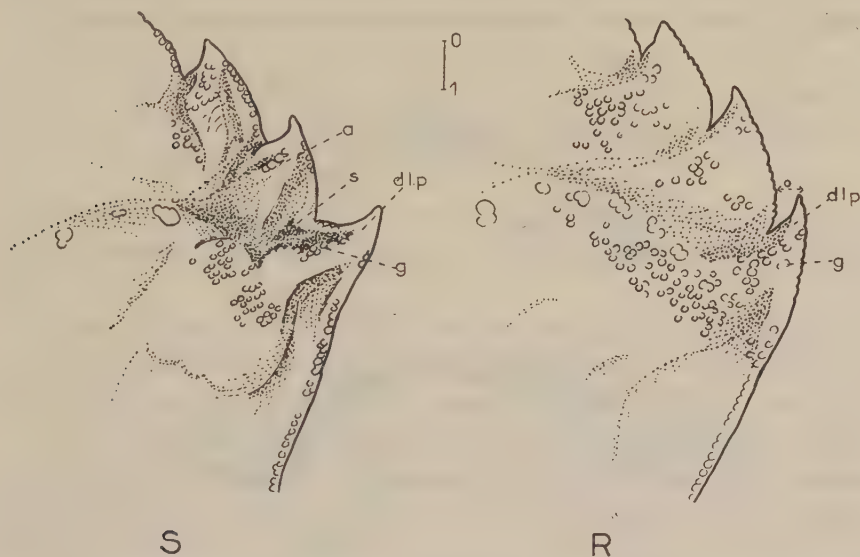


FIG. 24. — Comparaison entre les parties latérales droites du céphalothorax de *Carcinus maenas* de la Manche et de la Méditerranée.

S = Sète. — R = Roscoff. — a : arête. — s : sillon. — g : granule. — d.l.p. : dent latéro-postérieure. — o : angle d'ouverture.

Contours du céphalothorax.

Dents céphalothoraciques (fig. 24). — Les lignes du contour du bouclier dorsal des Crabes de la Manche sont beaucoup plus douces et harmonieuses que celles des Crabes de la Méditerranée. Les dents céphalothoraciques, en particulier, sont régulièrement infléchies vers l'avant. Celles du Crabe de Sète sont pointues et accusées, leur angle d'ouverture est plus important, la dent latéro-postérieure principalement est très ouverte obliquement. Ces dents latérales sont très souvent garnies de soies, alors qu'elles sont glabres et finement festonnées chez le *Carcinus* de la Manche.

Front céphalothoracique (fig. 25). — Le front céphalothoracique est un caractère très net de différenciation. A Sète, les dents 1, 2, 3 du front des *Carcinus* sont en général moins bien dessinées, moins visibles que celles des *Carcinus* de Roscoff, bien qu'il existe toutefois des exceptions.

Un caractère par contre permanent est la pilosité de cette région.

A Roscoff, comme d'ailleurs à Luc-sur-Mer, le front est glabre, finement festonné. A Sète comme à Banyuls (nous avons examiné quelques *Carcinus* pêchés près du laboratoire), il est constamment bordé d'une

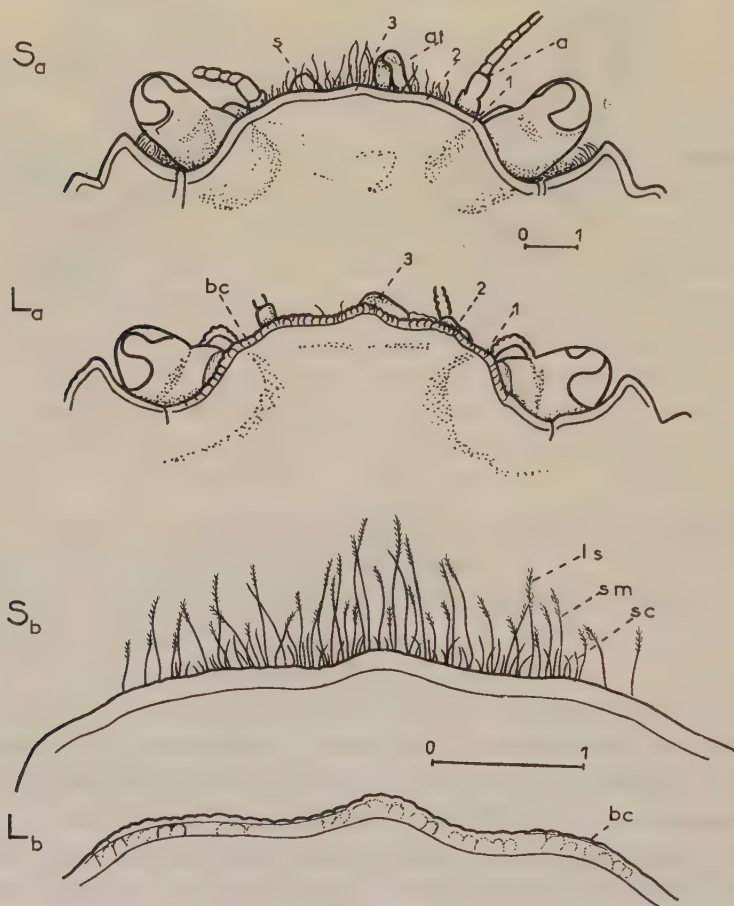


FIG. 25. — Comparaison entre le front céphalothoracique du Crabe de la Manche et celui du Crabe de la Méditerranée.

S_a = front du *Carcinus* de Sète; s : soies; a : antenne; at : antennule. — L_a = front du *Carcinus* de Luc-sur-Mer. — bc : bord cranté; — S_b = soies frontales du Crabe de Méditerranée; ls : longues soies barbelées; ms : soies moyennes barbelées; sc : soies courtes. — L_b = bord glabre et cranté du Crabe de la Manche.

frange de soies. Peu dense il est vrai, elle se montre constituée par des soies de trois types différents d'après leur taille : soies courtes et simples, soies moyennes, soies longues. Les deux derniers types sont barbelés à leur extrémité libre. Toutes les soies sont implantées au même niveau et s'enchevêtrent.

2. — JEUNES STADES.

Nous avons examiné le céphalothorax des jeunes stades de Sète et de Roscoff. Il n'est évidemment guère possible ici d'en étudier la surface, mais la comparaison de son contour peut se révéler intéressante pour établir l'ontogenèse des variations indiquées chez les individus adultes et juvéniles.

Matériel étudié — Méthode. — Les spécimens étudiés ont été récoltés dans la nature ou suivis en élevage au cours de plusieurs mues successives.

Comme l'avait fait SHEN, les exuvies sont colorées au carmin au borax pendant quelques minutes puis différenciées dans l'alcool à 70°. Ainsi préparées, on procède à la dissection. L'abdomen est séparé et sera utilisé pour des mesures ultérieures ; le bouclier dorsal est détaché de la partie ventrale de façon à entraîner avec lui antennes et antennules. Chaque élément est alors monté entre lame et lamelle dans un mélange d'alcool à 70° et de glycérine.

Les dessins sont réalisés à la chambre claire. La comparaison des stades équivalents de Sète et de Roscoff est toujours faite à la même échelle.

Contours du céphalothorax.

Dents céphalothoraciques (fig. 26).

Stade I. — La différence que nous observons entre les adultes des deux régions est déjà très nette au premier stade Crabe.

— A Roscoff, les dents sont peu dessinées et peu visibles.

— A Sète, au même stade I, les bords latéraux du céphalothorax sont beaucoup plus épineux, les dents étant déjà plus ouvertes et plus pointues.

Stade II. — A ce stade, la différence devient moins frappante, car les dents du Crabe de Roscoff s'accusent. Certains spécimens sont difficiles

à distinguer de ceux de Sète. Dans la majorité des cas cependant, il persiste à Sète, une ouverture plus forte de la dent postérieure.

Stades suivants. — C'est à partir du stade III que s'accroît le type spécial à chaque population décrit chez les Crabs adultes.

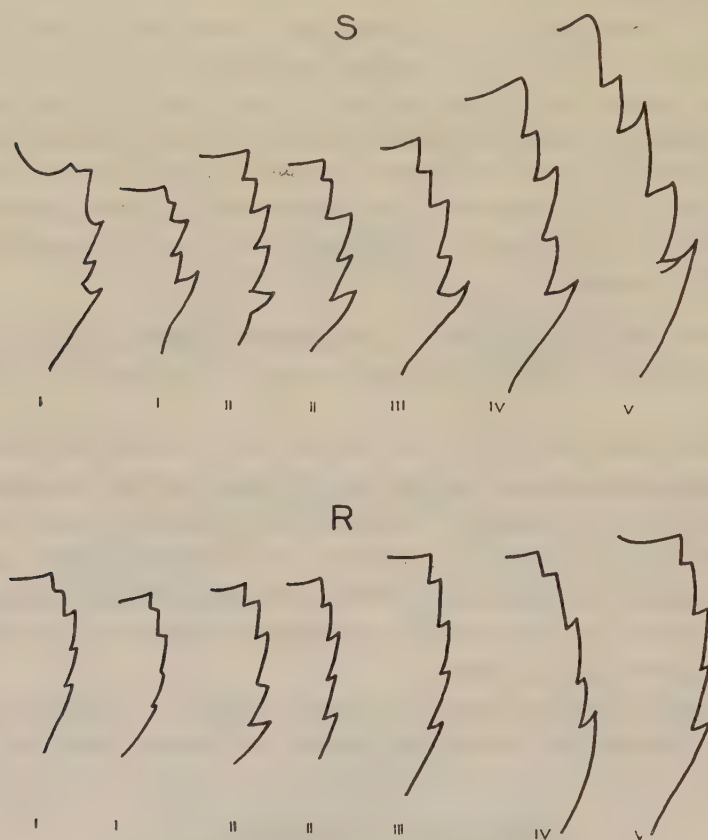


FIG. 26. — Comparaison entre les spécimens les plus représentatifs d'une différence dans les contours céphalo-thoraciques des cinq premiers stades des Crabs de la Manche et de la Méditerranée. (Oc. 4, Obj. 2, $\times 52$).

S = Sète. — R = Roscoff. — I, II, III, IV, V = rang du stade.

Ainsi, il semble bien que *Carcinus maenas* présente une forme générale différente dès sa naissance à Sète et à Roscoff. Cette forme particulière ne fait que se conserver au cours de la croissance des animaux dans leur habitat respectif, tout en passant cependant par des stades où la distinction s'affaiblit, spécialement au stade II.

Front céphalothoracique.

Les dessins que nous reproduisons sont choisis parmi les plus représentatifs d'une différence entre Sète et Roscoff. Il est bien évident que les individus d'une même population peuvent présenter des variations importantes dans leur ornementation. Mais ce que nous notons ci-dessous est une vue d'ensemble, basée sur l'examen d'une trentaine d'animaux suivis à partir du stade I.

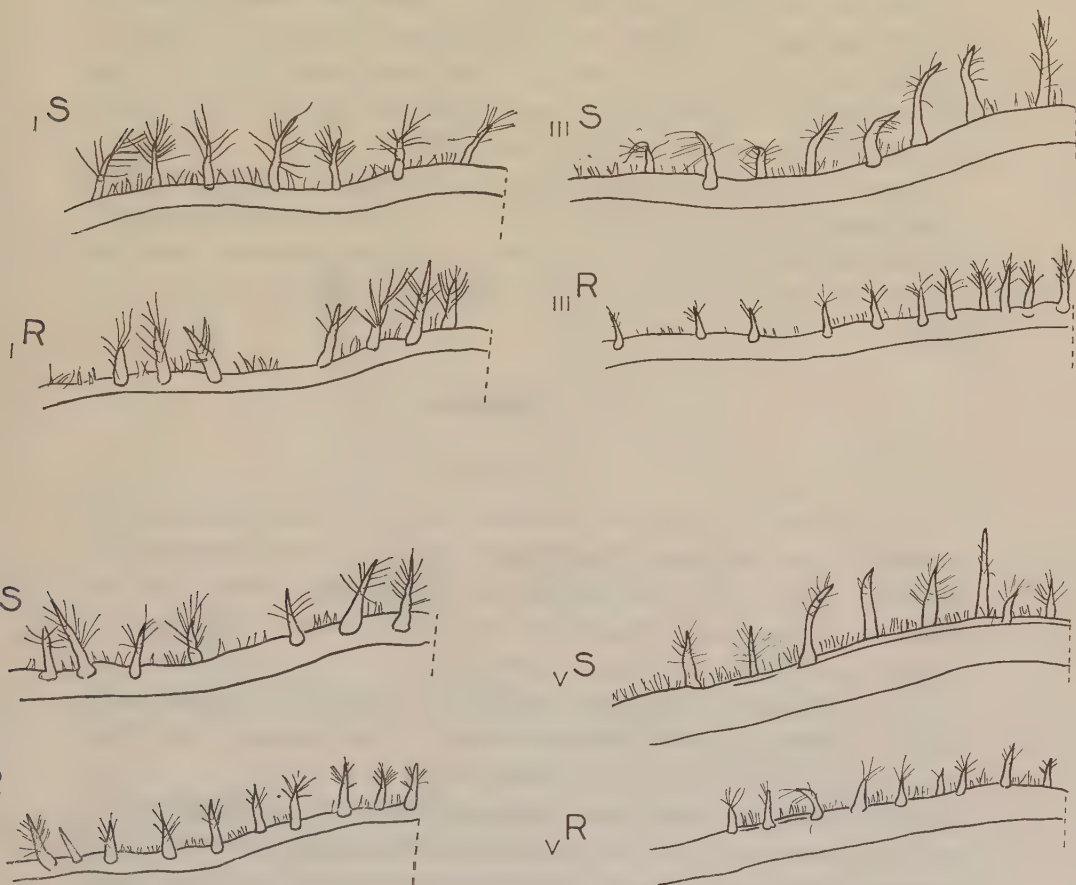


FIG. 27. — Bordure frontale du céphalothorax des jeunes stades de *Carcinus maenas*. (Oc. 4, Obj. 6, $\times 520$).
 I^S I^R = stade I à Sète et à Roscoff. — II^S II^R = stade II à Sète et à Roscoff. — III^S III^R =
 Stade III à Sète et à Roscoff. — V^S V^R = Stade V à Sète et à Roscoff.

Stade I (fig. 27). — A Sète et à Roscoff, le bord frontal est le même ; tout au plus peut-on noter une ligne à sinuosités moins fortes à Roscoff. Deux sortes de soies la garnissent : les unes, simples et courtes ;

les autres, plus longues, conservent néanmoins un aspect de massue. Élargies à la base, elles s'effilent brusquement et se couvrent de barbes raides.

Stade II et stades suivants (fig. 27). — Aux stades II, III, IV, V, les soies des *Carcinus* de Roscoff diminuent légèrement de longueur. Aux stades VI, VII, elles s'accroissent un peu et se raréfient.

A Sète, elles grandissent régulièrement à chaque stade, de sorte que la différence de pilosité observée entre les adultes de chaque région est déjà très marquée à partir du stade II. D'autre part, alors qu'au stade I on distingue deux sortes de soies, très vite, dès le stade II à Sète, une division supplémentaire apparaît dans les grandes soies. Ainsi se forment les soies moyennes observées chez les adultes.

Donc, les caractères morphologiques frontaux des Crabes de Sète et de Roscoff sont identiques au stade I. Au cours des stades suivants, le Crabe de Roscoff tend à perdre certains de ces caractères, alors que celui de Sète les conserve et les voit même se différencier et se développer.

B. — Appendices.

1. — ANTENNES.

a) *Longueur*. — Pour les individus de même taille, les antennes paraissent plus longues en Méditerranée. La figure 28 reproduit à la chambre claire deux antennes gauches, l'une étant prélevée sur un *Carcinus* de Luc-sur-Mer et l'autre sur un *Carcinus* de Banyuls. Les animaux ont de 13 à 14 mm de long.

Cette différence de longueur est-elle due au nombre plus important d'articles dans une région que dans l'autre, ou simplement à une croissance plus forte des articles en Méditerranée ?

— L'examen de plusieurs individus du même ordre de taille (13 mm environ) montre que l'on peut compter 24 à 30 articles à Sète et 22 à 23 à Luc-sur-Mer. D'autre part, en Méditerranée, les articles sont plus longs.

— Le tableau XVII (p. 472) groupe les résultats d'une trentaine d'examens d'antennes chez des femelles *adultes* à Sète et à Roscoff.

Nous avons compté le nombre d'articles de chaque antenne de l'animal et mesuré la longueur des appendices en éliminant les nombreux cas de régénération. (Dans ces mesures, on ne tient pas compte du premier article basilaire soudé à l'animal).

— A Sète comme à Roscoff, il n'existe aucune augmentation régulière du nombre d'articles des antennes avec la taille des animaux adultes : à 38 mm, un *Carcinus* peut avoir des antennes de 20 ou 23 articles, alors qu'à 28 mm elles en compteront 21 (les articles sont d'ailleurs difficiles à dénombrer car certains d'entre eux sont plus ou moins divisés).

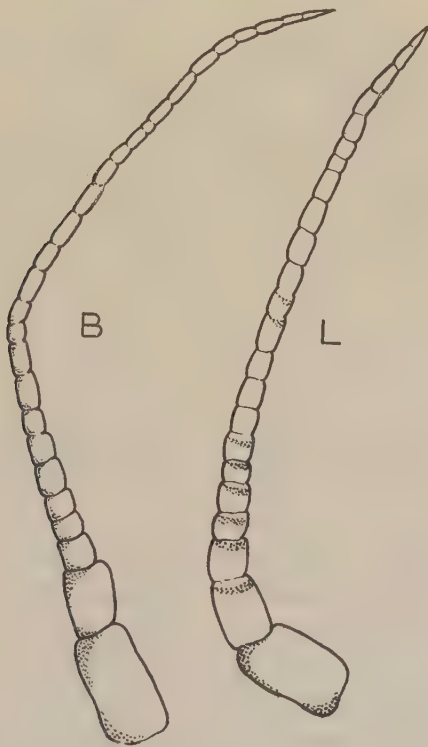


FIG. 28. — Comparaison entre la longueur des antennes de *Carcinus maenas* de Luc-sur-Mer et de Banyuls.
B = antenne du Crabe de Banyuls. — L = antenne du Crabe de Luc-sur-Mer.

Les antennes à articles plus nombreux ne sont pas nécessairement les plus longues, car souvent leurs articles sont plus courts.

— En comparant les deux groupes : Sète et Roscoff, on voit que pour des animaux choisis dans une même marge de longueur, le nombre d'articles paraît plus important à Sète ainsi d'ailleurs que la longueur absolue des antennes. Mais nous verrons ultérieurement que les individus des populations de Sète et de Roscoff, comparés à des tailles égales, ne sont pas précisément à la même étape de leur croissance. Il serait alors plus exact de comparer les antennes d'individus de chaque popu-

lation choisis au même stade de leur développement et de préférence avant la puberté.

Croissance des antennes des Crabes de Roscoff. — J'ai examiné les stades successifs de ces Crabes. Le nombre de spécimens observés est variable suivant les stades (8 pour le premier stade, 45 pour le cinquième).

J'ai établi la courbe de fréquence du nombre d'articles des deux antennes pour chaque stade de croissance.

Au premier stade, les antennes comptent toutes 10 articles ; au stade II également, sauf une exception. Au stade III le maximum est de 10 ou 11. A ce stade, il y a donc croissance des antennes. Elles s'allongent en moyenne d'un article. Au stade IV, le maximum est de 12 articles bien qu'une forte proportion conserve un des maxima précédents. Au stade V le maximum de 12 articles est très net. Au stade VI il y a croissance de 3 articles puisque le maximum se place à 15. Au stade VII, le maximum est de 16, donc croissance d'un article ; puis de nouveau croissance brutale de 2 ou 4 articles pour le stade VIII et de 4 articles pour le stade IX. Les animaux atteignent alors 10 à 12 mm.

Croissance des antennes des Crabes de Sète. — Pour cette étude, je n'ai pu examiner que quelques individus du stade I au stade V.

Au premier stade, les antennes comptent également 10 articles. Au stade II le maximum est de 10, au stade III il est de 12, au stade IV de 12 mais on trouve de nombreux cas comptant 13 et 14 articles. Au stade V, le maximum est de 15.

A l'éclosion du Crabe, aussi bien à Sète qu'à Roscoff, les antennes ont toutes 10 articles bien séparés les uns des autres et bien formés. Il n'y a donc aucune différence dès le premier stade quant au nombre des articles. Mais, par contre, on peut remarquer qu'à Sète dès ce stade, les antennes sont plus longues qu'à Roscoff, ceci étant dû à la taille plus importante de leurs articles. D'autre part, la naissance de nouveaux segments semble y être plus rapide.

b) *Morphologie de l'article basilaire* (fig. 29). — La face ventrale de l'article basilaire, c'est-à-dire la face visible directement quand on examine la face ventrale d'un Crabe, n'est pas identique d'une population à l'autre. Son bord latéral externe est glabre à Sète alors qu'il est garni de dents à Luc-sur-Mer ou à Roscoff.

Inversement, la face dorsale de cet article basilaire non visible lorsqu'on retourne l'animal sur sa face ventrale, est glabre sur son bord latéral externe à Luc-sur-Mer alors qu'elle est épineuse à Sète.

Les angles de ces faces sont plus aigus à Sète.

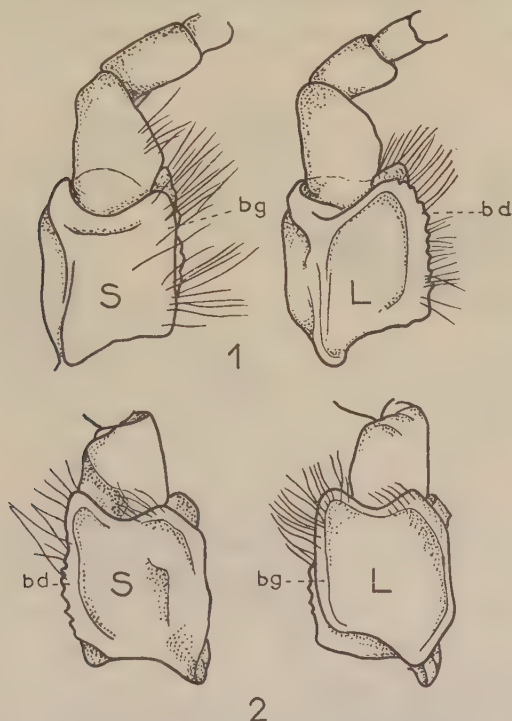


FIG. 29. — 1. Comparaison entre la face ventrale de l'article basilaire de l'antenne gauche du Crabe de Sète et celle du même article du Crabe de Luc-sur-Mer. (Crabes de 14 mm).

S = Sète. — L = Luc-sur-Mer. — *bg* : bord glabre. — *bd* : bord dentelé.

2. Comparaison entre la face dorsale du même article à Sète et à Luc-sur-Mer.

2. — ANTENNULES.

Etat juvénile et adulte (fig. 30). — Chez des individus de même longueur céphalothoracique, les articles des antennes sont, comme en général ceux de tous les appendices, plus longs et un peu plus étroits chez le Crabe de Sète. Le fouet interne présente le plus souvent trois articles plus l'article terminal alors qu'il en compte quatre plus l'article terminal chez le Crabe de la Manche.

Jeunes stades. — *Roscoff.* — Le fouet interne des antennes du stade I présente 1 article + 1 article terminal. On remarque aisément que ce

nombre reste stationnaire jusqu'au stade III. A ce stade, un article nouveau se forme par division de l'article basilaire. C'est au stade IV que ce nouvel article est établi.

Il faut attendre ensuite le stade VII pour assister à la formation d'un nouvel article. Chez beaucoup de spécimens cependant, on peut encore compter 2 articles + 1 terminal. Jusqu'au stade IX on n'observe aucun changement.

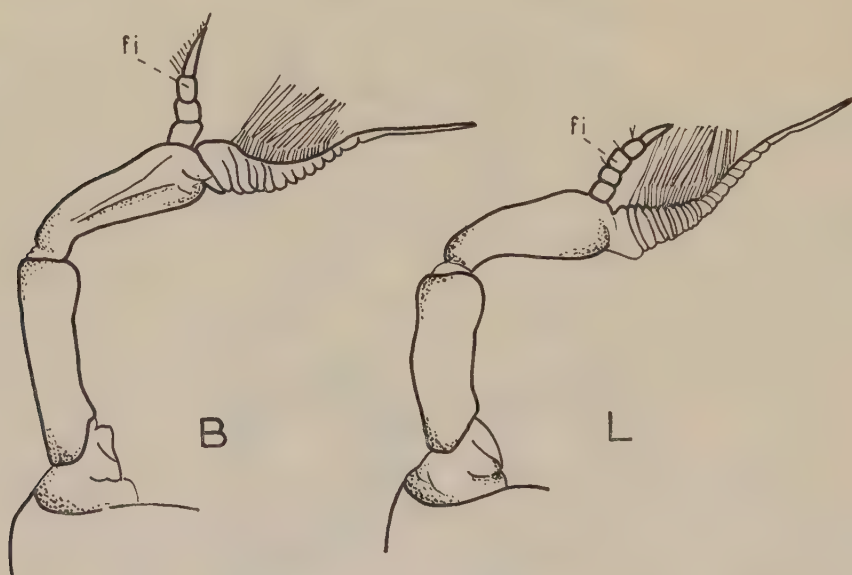


FIG. 30. — Antennules du Crabe de Banyuls et du Crabe de Luc-sur-Mer.

B = Banyuls ; fi : fouet interne à trois articles et un article terminal. —
L = Luc-sur-Mer ; fi : fouet interne à 4 articles et 1 article terminal.

Jeunes stades. — Sète. — Les deux premiers stades de développement possèdent un fouet antennulaire qui compte comme à Roscoff 1 article + 1 terminal. Au stade III également débute la formation d'un article supplémentaire.

3. — APPENDICES MASTICATEURS.

Seul le maxillipède III présente une pièce de l'articulation du flabellum (a) constamment plus haute et plus étroite à Sète et à Banyuls qu'à Roscoff (fig. 31).

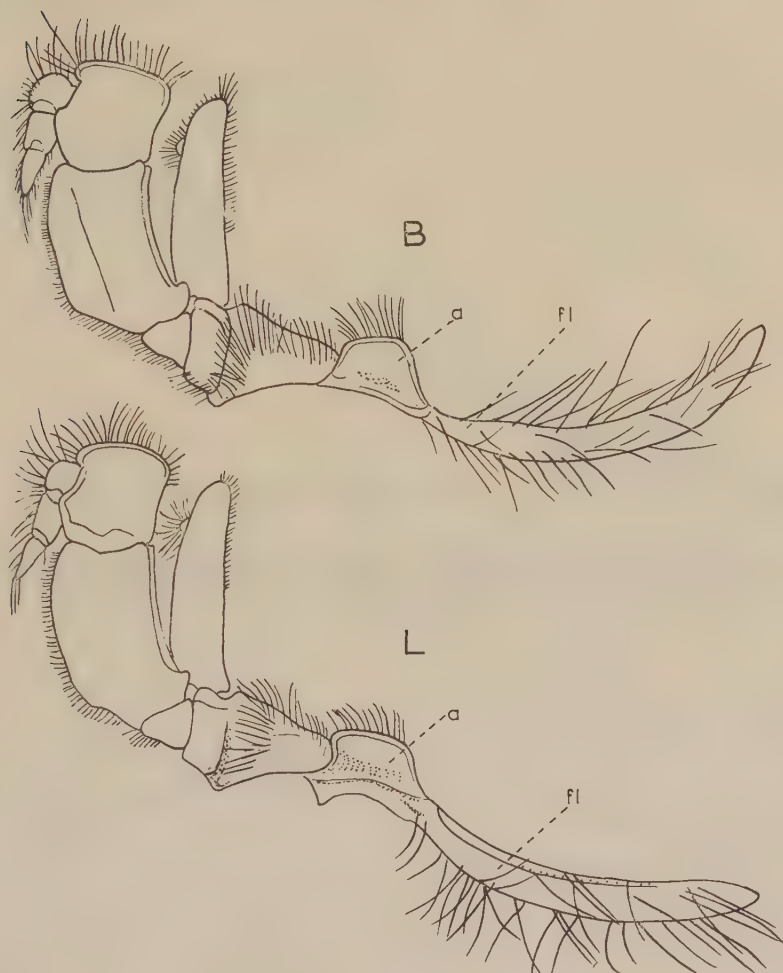


FIG. 31. — Maxillipèdes III montrant la région antérieure (a) du flabellum (fl) plus haute et plus étroite chez le Crabe méditerranéen que chez le Crabe de la Manche.
B = Banyuls. — L = Luc-sur-Mer.

4. — APPENDICES AMBULATOIRES.

Pinces (fig. 32). — Le dactylopodite des pinces présente à Sète des crêtes accentuées ; il est lisse à Luc-sur-Mer. Le propodite est garni de crêtes bien marquées, elles-mêmes ornementées de gros granules et de soies. A Luc-sur-Mer il est uni et sans soies.

Mais c'est surtout le carpopodite qui présente des différences frappantes : sa pilosité est très importante à Sète alors que celui du Crabe de la Manche est lisse et glabre.

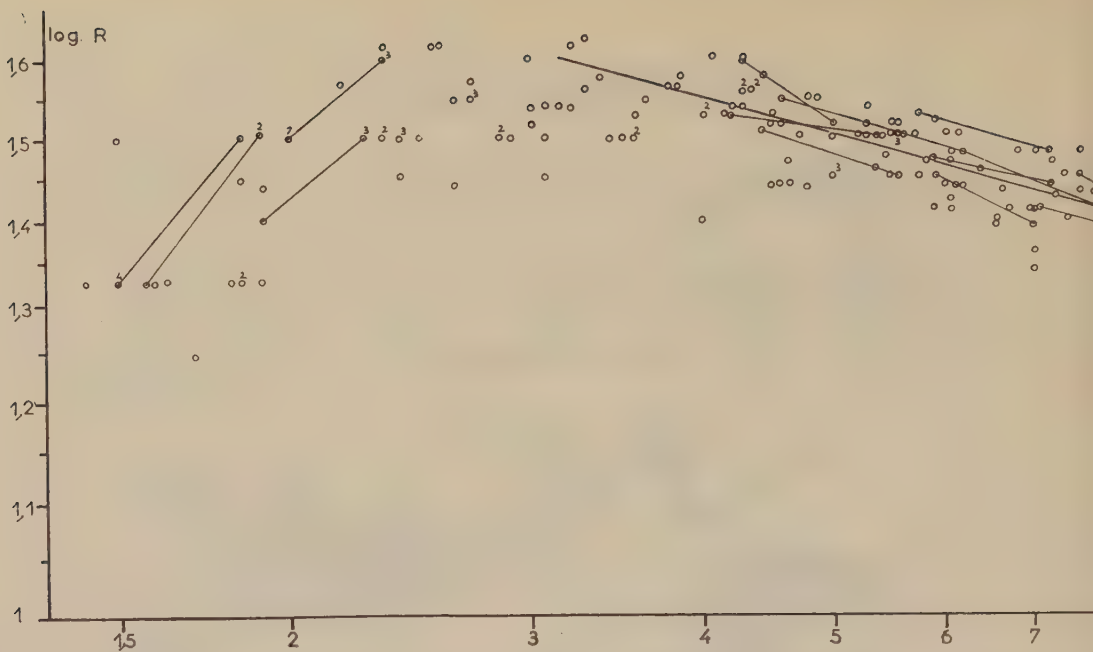


FIG. 34. — Variations du rapport R de la longueur du 3^e segment abdominal à celle du 5^e en fonction de la longueur du céphalothorax des femelles de Roscoff. (Coordonnées logarithmiques).
o : femelles juvéniles ; O : femelles adultes.

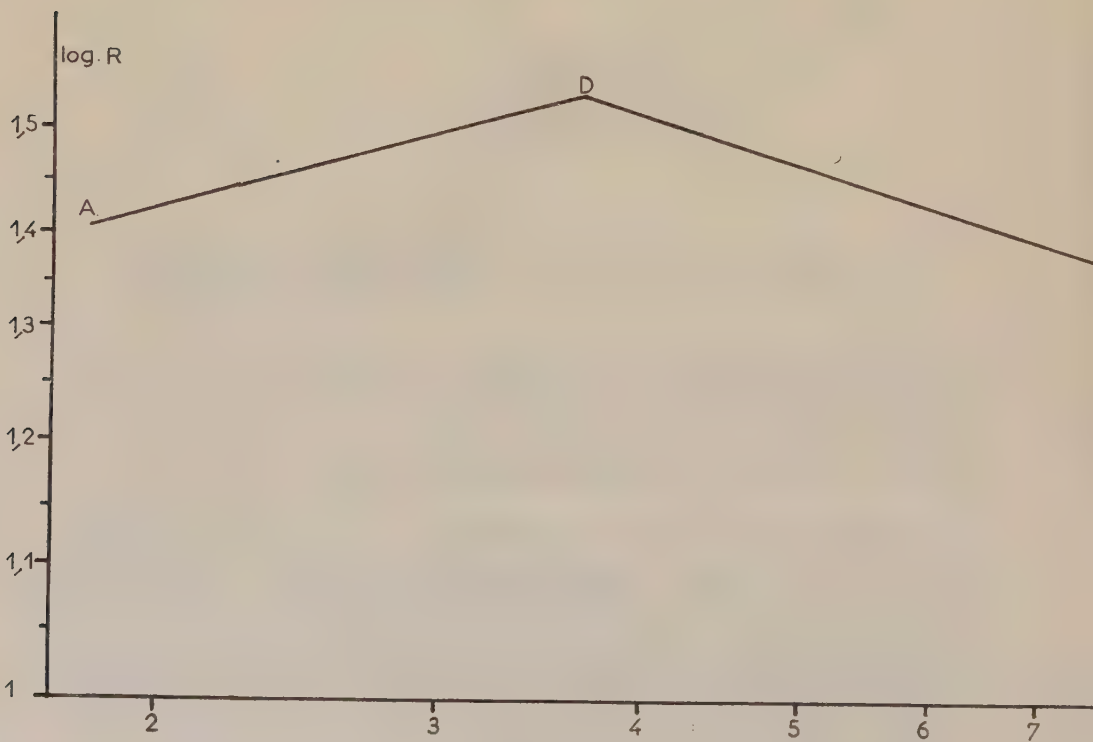
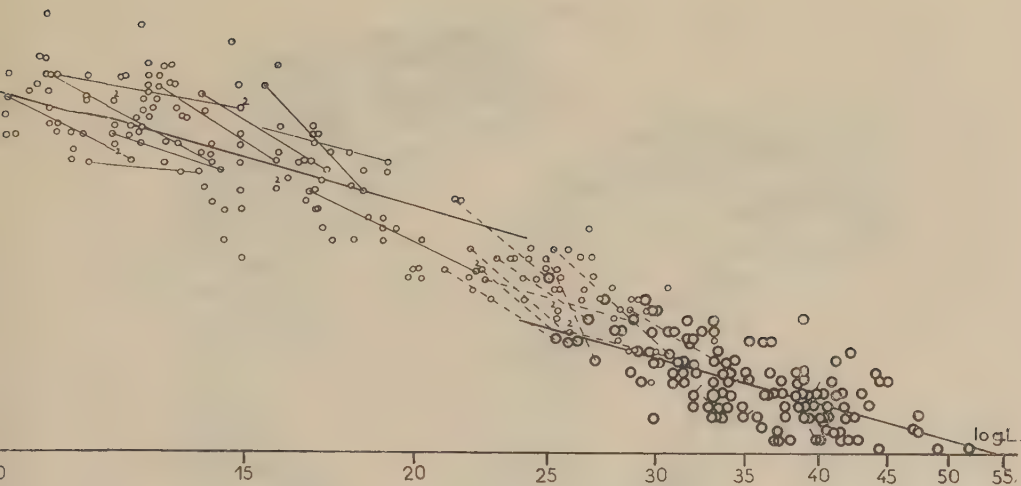
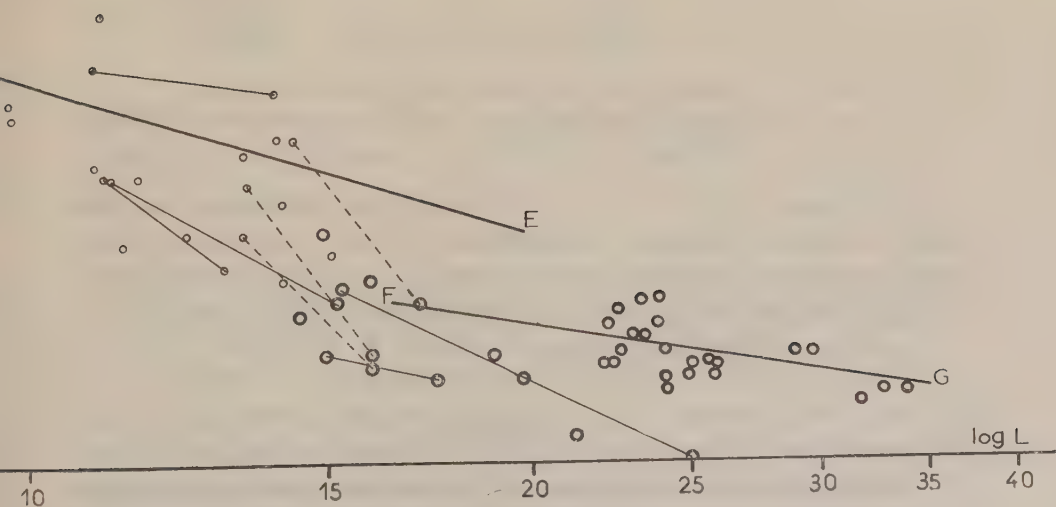


FIG. 35. — Variations du rapport R de la longueur du 3^e segment abdominal à celle du 5^e en fonction de la longueur du céphalothorax des femelles de Sète, d'après VEILLET. (Coordonnées logarithmiques).
o : femelles juvéniles ; O : femelles adultes.



Les traits pleins réunissent les dimensions des exuvies successives d'un même animal suivi en élevage.

Les traits hachés réunissent les dimensions de l'animal avant et après la mue de puberté.



Les traits pleins réunissent les dimensions des exuvies successives d'un même animal suivi en élevage.

Les traits hachés réunissent les dimensions de l'animal avant et après la mue de puberté.

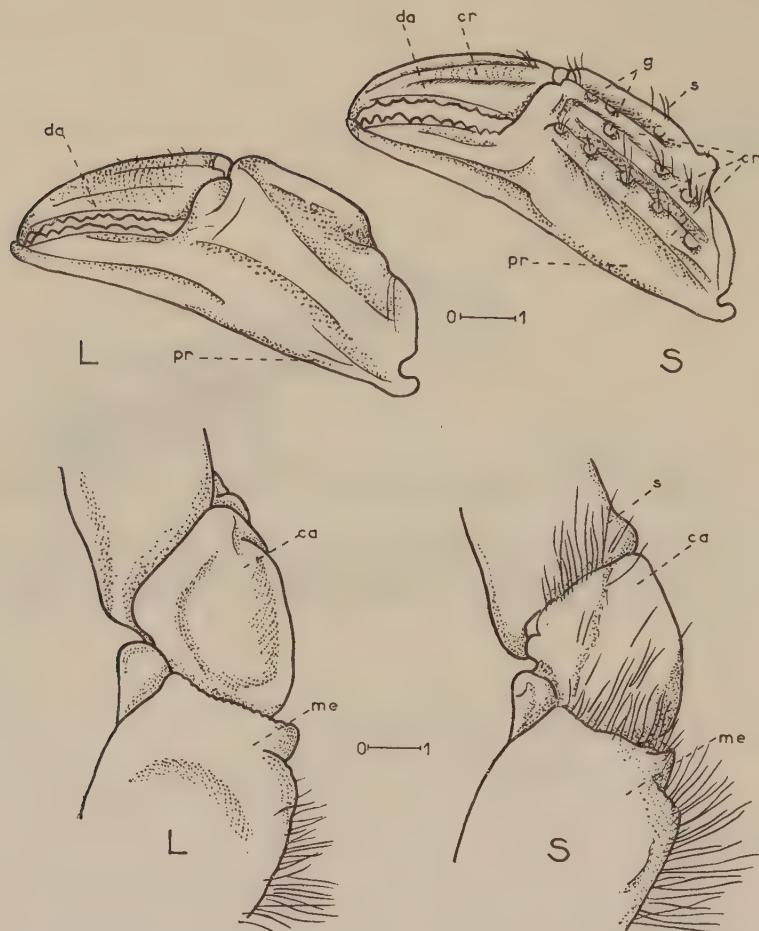


FIG. 32. — Périopodes I de *Carcinus maenas* à Luc-sur-Mer et à Sète (L et S).

Pincines — *da* : dactylopodite ; *pr* : propodite ; *g* : granule ; *cr* : crête ; *s* : soies ;
ca : carpopodite ; *me* : méropodite.

Périopodes (fig. 33). — Il n'existe pas de différences sensibles pour les autres appendices thoraciques, si ce n'est simplement dans l'allure générale des articles. Ils sont plus fins et moins trapus en Méditerranée avec des crêtes plus accentuées sur les articles terminaux.

Les pléopodes sont identiques.

C. — Abdomen.

A taille égale, une jeune femelle de Méditerranée possède un abdomen plus élargi que celui d'une femelle de la Manche. Nous réserverons cette

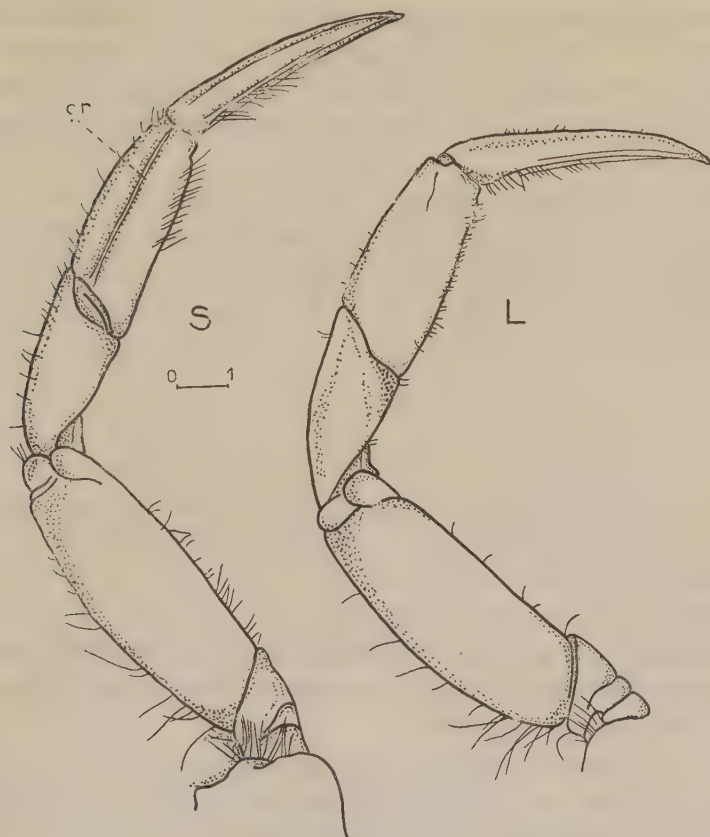


FIG. 33. — Péréiopodes II d'un Crabe de 14 mm à Sète et à Luc-sur-Mer.
S = Sète. — L = Luc-sur-Mer. — cr : crête.

étude pour le chapitre IV au cours duquel nous montrerons que les deux populations se distinguent par leur mue de puberté.

Résumé.

Dans ce chapitre, nous avons examiné en détail la morphologie du *Carcinus maenas* de la Manche et de la Méditerranée.

Le Crabe de la Méditerranée se distingue de celui de la Manche par une forme générale plus ramassée due à une épaisseur plus forte et à une largeur moins importante, par des contours du céphalothorax plus aigus, par une pilosité et une ornementation plus poussées, par des appendices plus longs et plus fins. L'étude des jeunes stades dans les

deux régions montre qu'il faut établir une classification dans les caractères distinctifs : certains tels que la forme du bouclier céphalothoracique, la longueur des antennes, sont déjà différents dès le premier stade Crabe. Les animaux naissent dans leur milieu respectif avec ces caractères propres.

Cependant, d'autres tels que la pilosité frontale ou le nombre d'articles des antennes, présentent le même degré de développement dès le premier stade et leurs variations ou leur disparition chez les animaux juvéniles et adultes se font au cours de la croissance des individus.

CHAPITRE IV.

CARACTÈRES BIOLOGIQUES DISTINCTIFS : MUE DE PUBERTÉ

Aux caractères morphologiques distinctifs que nous venons de définir, s'ajoutent des divergences d'ordre biologique. Le caractère dominant qui distingue le Crabe de la Manche de celui de la Méditerranée est la mue de puberté de la femelle.

Après quelques observations sur la biologie du *Carcinus* à Sète et à Roscoff, je ferai une étude statistique comparative de quelques populations de la Manche et de la Méditerranée.

Puis, par une étude de la croissance des animaux suivis en élevage, dans leur milieu respectif et ensuite dans le même milieu, nous tenterons d'élucider les causes des variations observées.

Enfin, dans une dernière partie, nous rassemblerons les faits qui nous conduisent à croire en une différenciation de l'espèce unique *Carcinus maenas* en deux sous-espèces ou deux races.

A. — Observations sur la biologie du Crabe à Sète et à Roscoff.

1. — TAILLE LIMITE DES ANIMAUX ADULTES.

Lorsqu'on se trouve en présence d'une récolte de *Carcinus maenas* méditerranéens adultes, et qu'auparavant on s'est familiarisé avec ceux de l'Atlantique ou de la Manche, on ne manque pas d'être frappé par la différence de taille des individus de chaque région : ceux de la

Méditerranée paraissent plus petits. On s'aperçoit surtout qu'il n'existe jamais d'aussi gros spécimens que dans l'Atlantique.

C'est un fait bien connu que les représentants de la faune méditerranéenne, quel que soit d'ailleurs le groupe d'Invertébrés ou de Vertébrés auxquels ils appartiennent, ont une taille limite toujours inférieure à ceux des régions septentrionales.

D'après VEILLET et DRACH (communication orale), on peut rencontrer dans la Manche, plus précisément à l'île de Batz, voisine de Roscoff, des *Carcinus maenas* mâles qui atteignent 60 mm de long. VEILLET, dans son étude de la population de l'Étang de Thau, donne 55 mm comme longueur limite du mâle.

Au cours de nos travaux, les mâles les plus forts que nous ayons eus entre les mains à Roscoff avaient 52 mm ; à Sète, ils mesuraient 51,7 mm. Les plus grosses femelles avaient 51,5 mm à Roscoff, 46 mm à Sète.

Le nombre d'individus examinés à Roscoff étant inférieur à celui de Sète, surtout en ce qui concerne les mâles, nous ne possédons certainement pas une idée exacte de la différence de taille entre les représentants de ces deux localités ; néanmoins, nous avons bien l'impression que les Crabes de la Manche sont plus gros que ceux de la Méditerranée.

2. — MATURITÉ SEXUELLE.

Elle se produit chez les individus de Méditerranée à une taille inférieure à celle des femelles de l'Atlantique.

A Sète, les « Cranquettes » (femelles œuvées de l'année) qui, en octobre, envahissent et détruisent les filets des pêcheurs de l'étang calés dans les canaux, au moment de leur descente vers la mer pour l'incubation des œufs, sont de petits individus qui atteignent une taille moyenne de 25 mm, avec 20 et 29 mm comme tailles limites.

A Roscoff, les plus petites femelles qui pondent ont, d'après l'examen de récoltes successives réalisées par les pêcheurs de la Station (voir I^{re} partie, p. 306) en moyenne 30 mm. Il existe naturellement quelques exceptions puisqu'à plusieurs reprises (trois exactement) j'ai pu trouver des femelles œuvées d'une vingtaine de millimètres.

Il n'en reste pas moins vrai que la maturité sexuelle s'établit, sinon plus précocement dans la vie de l'animal, du moins pour une taille des femelles plus faible en Méditerranée que dans les zones septentrionales.

3. — PÉRIODE DE PONTE.

En Méditerranée, la ponte a lieu durant l'hiver. Ainsi que VEILLET l'a constaté, et d'après mes propres observations, la ponte débute à Sète vers la mi-novembre, quelquefois même, suivant les années, fin octobre. Elle présente un maximum en décembre et janvier pour devenir exceptionnelle en mars ; on rencontre très rarement des femelles œuvées en mars.

En Atlantique et dans la Manche, la période de ponte est beaucoup moins limitée. En juillet et en août, il n'est pas rare de pêcher quelques femelles œuvées. Néanmoins, à Roscoff, le plus grand nombre de ces femelles se rencontre aussi en octobre-novembre. Ce phénomène biologique est sans aucun doute lié aux conditions climatiques différentes d'une région à l'autre. La température des eaux méridionales toujours supérieure à celle des eaux de la Manche serait le facteur le plus influent.

Afin de mettre quelques-uns de ces faits plus clairement en évidence, je donnerai ici les résultats d'une étude statistique entreprise sur les femelles de chacune de ces régions.

4. — ÉTUDE STATISTIQUE.

Nous avons abordé l'étude du passage de l'état juvénile à l'état adulte, chez les femelles de la Méditerranée et de la Manche, par l'établissement pour chacune de ces régions, d'un graphique de féminisation de l'abdomen en fonction de la croissance.

a) *Matériel — Mesures — Graphiques.* — Des récoltes importantes sont faites :

— A Roscoff, pendant les mois de juillet et août. Pendant cette période, nous avons pu obtenir 432 animaux dont la taille s'échelonne de 1,5 mm à 50 mm.

— A Sète, les Crabes étant tous infestés par la Sacculine (ce qui, notons en passant, est assez curieux, puisqu'en octobre les femelles œuvées qui descendent à la mer sont saines), nous avons renoncé à de telles mesures et nous avons utilisé le graphique établi par VEILLET (1945) sur des femelles non parasitées. Nous y avons ajouté quelques points obtenus à partir de femelles indemnes récoltées au cours de nos pêches.

Les graphiques des variations de l'indice de féminisation R en fonc-

tion de la longueur des individus sont établis en coordonnées logarithmiques (fig. 34 et 35, p. 340-341).

La pente des courbes des populations adultes et juvéniles est calculée en utilisant l'équation de leur ligne de régression [pour ce calcul, nous nous sommes inspiré de l'ouvrage de CHAMBERS (1952)] :

$$y - \bar{y} = r \frac{\sigma y}{\sigma x} (x - \bar{x})$$

r = coefficient de corrélation ; σy , σx = écarts types de x et de y ;

$r \frac{\sigma y}{\sigma x}$ = pente de la courbe.

La pente de la partie ascendante de la courbe de Roscoff n'a pas été calculée, étant donné le peu de points représentatifs qui y figurent.

Ligne de régression. — Pour les femelles juvéniles de Roscoff, l'équation de la droite d'allométrie est :

$$y = - 0,27 x - 0,068$$

Pour les femelles adultes, la droite d'allométrie a pour équation :

$$y = - 0,27 x - 1,641$$

b) *Résultats graphiques.* — La comparaison des deux courbes obtenues révèle trois faits caractéristiques intéressants :

— La courbe de féminisation de la population de la Manche ne se superpose pas à celle de la population de Sète. La population méditerranéenne occupe une zone inférieure.

— Le passage de la phase juvénile à la phase morphologique adulte qui se fait par la mue de puberté, se place pour la population méditerranéenne, dans une marge de longueurs céphalothoraciques antérieure à celle de la population de la Manche.

— La population de la Manche présente des spécimens de plus forte taille que celle de la Méditerranée, ce qui confirme nos premières observations.

Une comparaison plus détaillée conduit aux remarques suivantes :

— Avant la puberté, les deux droites ont les pentes suivantes :

$$\text{Roscoff} = 0,27$$

$$\text{Sète} = 0,32$$

β est différent : les femelles juvéniles de Roscoff ont un abdomen moins élargi que celui des femelles de Sète. Ainsi, pour une longueur de 10 mm R est égal à 1,30 à Sète et à 1,36 à Roscoff.

— Les femelles prépubères des populations de la Méditerranée et de la Manche ont le même indice de féminisation, mais des tailles différentes : celles de la Manche sont plus fortes. Ainsi, l'indice R a une valeur de 1,16 à 1,18 chez la dernière femelle juvénile qui peut donner une femelle adulte. Mais si, d'après VEILLET, cette femelle juvénile a 20 mm de long à Sète, elle en a 30,5 à Roscoff. Quant à la première femelle juvénile qui peut, en muant, donner soit une femelle juvénile, soit une femelle adulte, si elle a à Sète 13 mm de long et un indice R de 1,26, elle a, pour la population de Roscoff, en adoptant le calcul de VEILLET, une longueur de 19,2 mm et un indice R de 1,25.

— Une fois la puberté atteinte, les deux droites ne sont pas confondues ; leur pente est légèrement différente :

$$\text{Roscoff} = 0,27$$

$$\text{Sète} = 0,21$$

La première femelle adulte a 16,5 mm et un indice de féminisation de 1,12 à Sète, alors qu'elle a 25 mm pour le même indice à Roscoff.

Les deux droites finalement se rejoignent et les animaux ont la même taille pour le même indice R.

REMARQUE. — Les courbes ont été établies pour des longueurs bien inférieures à 10 mm. Mais leur comparaison ne peut être considérée comme valable qu'à partir du point D.

En effet, la phase ascendante de la courbe de Sète a été réalisée par VEILLET en groupant ses mesures personnelles de jeunes stades avec celles de SHEN qui a travaillé sur des Crabes de latitude plus nordique. Elle ne représente donc pas fidèlement les jeunes stades de Sète.

CONCLUSION.

La différence d'ordre biologique la plus importante entre les individus des populations de Sète et de Roscoff, ne réside pas tant dans des périodes de ponte non superposables ou dans des tailles maxima non identiques que dans le fait d'une mue de puberté « avancée » chez les représentants de Sète.

Pourquoi les femelles de Sète sont-elles pubères à une taille inférieure à celles de la Manche, et pourquoi les courbes de féminisation des individus des deux régions ne sont-elles pas confondues ?

Diverses hypothèses que nous grouperons en deux cas principaux peuvent être émises :

1^{er} cas. — Les taux de croissance sont identiques dans chaque population (fig. 36).

1. — Si la taille de départ est identique, il est évident qu'il faut faire appel à une ou plusieurs mues supplémentaires chez les animaux de la Manche pour expliquer la différence de tailles observée au moment de la puberté.

Pour concevoir le parallélisme des deux courbes descendantes, on peut imaginer : un indice de féminisation R identique au départ, un taux de féminisation identique. Les deux courbes ascendantes seront superposées, mais un nombre de mues différent pendant cette période les ren-

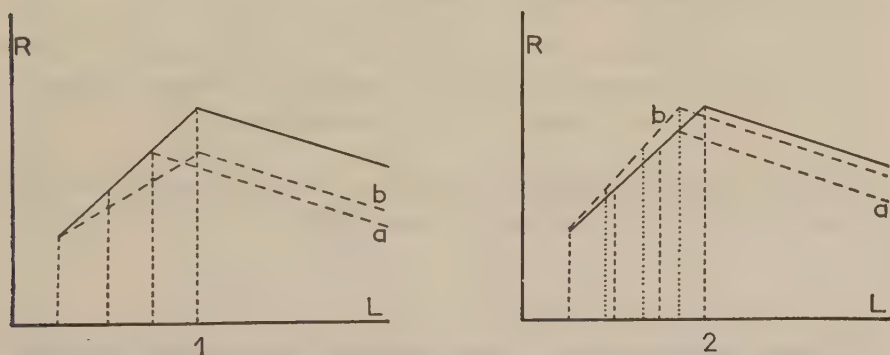


Fig. 36. — Schémas du mode de croissance hypothétique de *Carcinus maenas* à Roscoff et à Sète.

1 = taux de croissance identiques. — 2 = taux de croissance inférieurs à Sète. — Traits pleins = Crabes de Roscoff. — Traits hachés = Crabes de Sète.

dront parallèles dans leur phase descendante (a). Si le taux de féminisation est différent, nous obtiendrons la figure b. Un nombre de mues identique nécessite un taux de féminisation différent.

2. — Si la taille du stade I et l'indice de féminisation sont différents dès le départ, plusieurs autres combinaisons seront à envisager.

2^e cas. — Les taux de croissance sont différents dans chaque population : ceux de Sète inférieurs à ceux de Roscoff (fig. 36).

1. — Si la taille des stades I est identique, ainsi que l'indice de féminisation, des taux de féminisation différents (inférieurs pour Sète), fourniront des courbes ascendantes superposées. Pour un même nombre de mues, elles se sépareront en deux points distincts et on expliquerait ainsi le parallélisme des courbes descendantes.

Des taux de féminisation identiques entraîneront des courbes ascendantes séparées (b).

Mais dans ce deuxième cas également, la taille et l'indice R du stade I peuvent être différents suivant les régions, ainsi que le nombre de mues de la phase ascendante.

L'étude de la croissance comparée des jeunes stades permet, seule, d'apporter quelque solution.

A l'étude de la croissance individuelle de quelques femelles de chaque région, nous donnerons, en additif, une étude plus importante relative à la taille moyenne des stades successifs de la croissance de *Carcinus maenas* à Sète et à Roscoff. Nous avons tenté, par une investigation statistique des résultats obtenus pour chaque région, d'en faire une comparaison mathématiquement valable.

B. — Croissance comparée des stades juvéniles du *Carcinus maenas* de la Manche et de la Méditerranée.

Afin que ce travail soit aussi complet que possible, j'ai tout d'abord comparé la taille des œufs dans les deux régions.

1. — TAILLE DES ŒUFS.

MATÉRIEL — TECHNIQUE. — Les femelles de Roscoff sur lesquelles les œufs ont été prélevés se répartissent en deux groupes : 3 femelles ovigères dont les œufs sont âgés de 10 à 15 jours et 3 femelles ovigères dont les œufs ont 1 ou 2 jours.

L'âge des œufs prélevés sur les femelles de Sète est moins précis : 3 des femelles sont ramassées dans les filets des pêcheurs les 17, 21 et 22 novembre 1952, donc au début de la période de ponte générale. Ces pontes sont jaune pâle, les œufs remplis de vitellus, sans vésicule germinative apparente. On peut les considérer comme âgés de 10 à 15 jours. Trois autres pontes seraient plus vieilles.

On arrache une rame de pléopode, ou quelques soies que l'on place sur une lame, dans de l'eau de mer. 100 œufs sont mesurés sur chaque femelle. Les mesures sont faites au micromètre oculaire.

L'œuf se présente entouré d'une coque transparente et légèrement ovale. La dimension mesurée est celle du plus grand diamètre de l'œuf lui-même et non de la coque.

OPÉRATIONS STATISTIQUES — RÉSULTATS. — Pour chaque femelle, les valeurs données directement par le tambour du micromètre oculaire

sont groupées par classes de 5 mm. Elles s'échelonnent de 450 à 660 mm qui représentent les valeurs limites.

Une courbe de fréquence des tailles observées est établie pour chaque femelle (fig. 37, 38).

La moyenne arithmétique du diamètre des œufs de chaque femelle est calculée suivant la méthode 2. 111 de CHAMBERS (1952).

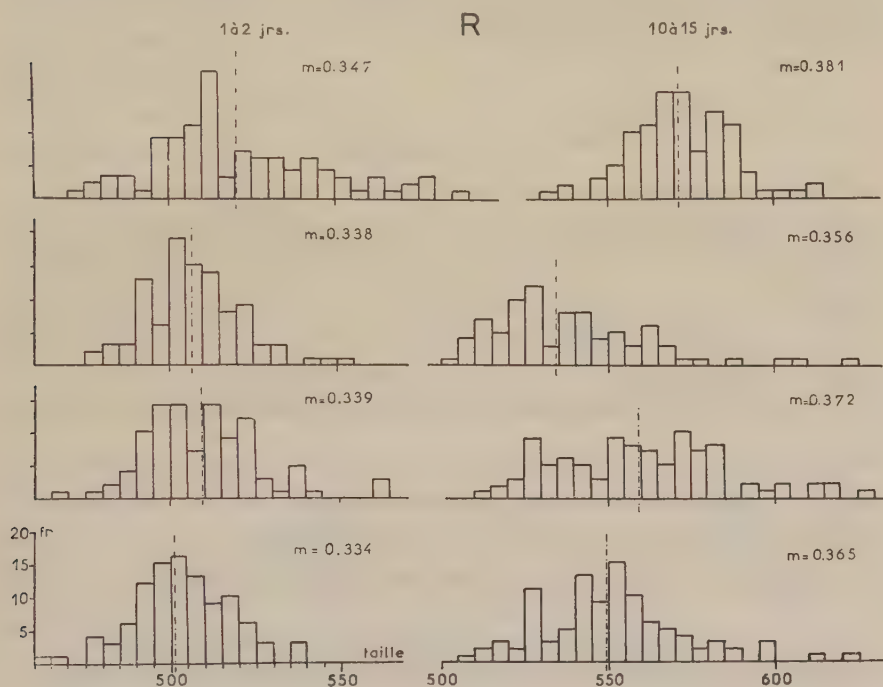


FIG. 37. — Tableaux de fréquence du diamètre des œufs de *Carcinus maenas* prélevés sur 8 femelles différentes à Roscoff (100 œufs sont prélevés sur chaque femelle).

Étant donné que 150 mm du tambour du micromètre correspondent à 1/10 de mm du micromètre objectif, on calcule facilement les moyennes exactes, en millimètres, des œufs de chaque femelle.

Moyennes (en mm) des mesures des œufs de six lots prélevés sur six femelles différentes dans chaque région :

Roscoff : 0,381, 0,356, 0,372, 0,365, 0,347, 0,339.

Sète : 0,345, 0,360, 0,354, 0,383, 0,374, 0,392.

Afin de savoir si ces deux groupes de moyennes sont significativement différents d'un lieu à l'autre, nous avons calculé les paramètres suivants :

$\bar{X}$ = moyenne des différences.

σ = erreur standard de la différence entre les moyennes.

t = quotient de la différence entre les moyennes et de son erreur standard.

Or, t est égal à 2,88. Cette valeur obtenue par le calcul, est légèrement supérieure à celle indiquée par le tableau III extrait des tables de FISHER et YATES (pour $n = 10$ $t = 2,228$).

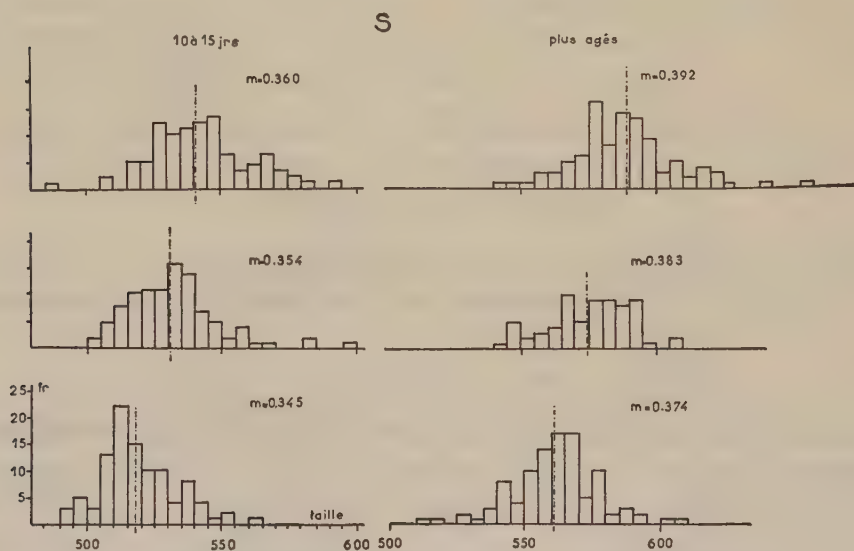


FIG. 38. — Tableaux de fréquence du diamètre des œufs de *Carcinus maenas* prélevés sur 6 femelles différentes à Sète (100 œufs sont prélevés sur chaque femelle).

La différence entre les moyennes des deux groupes serait ainsi très légèrement significative et les œufs de Sète seraient plus gros. Mais il ne faut pas oublier que la valeur de cette différence est calculée d'après des mesures faites au 1/1000 de mm. Il est fort probable que l'écart observé disparaîtrait au 1/100 de mm. Au 1/10 de mm, il n'existe plus et tous les œufs ont 0,3 mm de diamètre.

On doit tenir compte également du fait que les mesures de Sète concernent des œufs relativement plus âgés que ceux de Roscoff. Compte tenu de ces restrictions, on peut, je pense, affirmer que les œufs du *Carcinus maenas* de la Manche et de la Méditerranée sont de même taille. Mais ce résultat acquis ne prouve pas pour autant que les zoés qui doivent éclore seront toutes du même ordre de tailles.

2. — CROISSANCE INDIVIDUELLE DES JEUNES FEMELLES.

a) *Élevages.*

Élevage des jeunes stades de Roscoff (tableau XVIII, p. 473). — Matériel. — Après plusieurs récoltes de jeunes stades derrière la Station, les animaux sont groupés d'après leur taille en trois lots principaux : un lot de 11 Crabes qui, je pense, appartiennent au stade I, un second lot de 12 animaux de taille supérieure, un troisième lot de 20 animaux encore plus âgés.

Le 15 juin 1953, ces trois lots sont mis en élevage. Les dernières mues récoltées datent de la mi-septembre.

La détermination des stades récoltés est faite, pour les stades I, II, III, d'après la méthode déjà utilisée (p. 297). Celle des stades IV et V est basée sur une comparaison avec des individus de ces stades, obtenus en élevage, ce qui suppose évidemment qu'à des époques différentes, les tailles des stades sont toujours sensiblement les mêmes.

Les mesures qui nous intéressent sont celles de la longueur du bouclier céphalothoracique et de l'indice R de l'abdomen.

Élevage des jeunes stades de Sète (tableau XIX, p. 474, III p. 459, III bis p. 460). — Nous utilisons les élevages réalisés à Sète en avril 1950 et en avril 1952, auxquels nous avons déjà fait allusion. Le même plan que pour l'élevage précédent est adopté.

b) *Croissance des femelles de Sète.*

— En 1950, l'élevage est effectué durant une période à limites très précises : 5 femelles parviennent au stade V, fin juin.

— En 1952, les dates d'élevage sont beaucoup moins homogènes, et parmi les 8 femelles suivies, nous en retiendrons 3 (20^2 , 5^2 , 51^v) qui parviennent fin juin, au stade VII, et 2 (29^1 , 31^1) qui sont au stade V.

En calculant les moyennes arithmétiques des longueurs de chaque stade successif et des durées de chaque cycle d'intermue (tableau XX, p. 475), il est facile de représenter graphiquement leur croissance (graphiques S 1950, S 1952 de la fig. 39).

RÉSULTATS.

Nous ne nous attarderons pas spécialement sur les modalités de cette croissance puisqu'il en a déjà été question au cours de la 1^{re} partie (p. 299). Cependant, nous ferons les remarques suivantes :

— Temps écoulé pour atteindre le dernier stade juvénile. — En 1950, les femelles du stade II effectuant leur première mue fin mai, parviennent aux environs du 18 octobre au stade XI, dernier stade juvénile. Si l'on admet, par comparaison avec le délai d'intermue du stade II au stade III, qu'il faille environ 8 à 10 jours pour passer du stade I au stade II, on peut penser que, l'éclosion ayant lieu aux environs du 20 mai, les animaux parviennent au stade XI vers le 20 octobre, donc en cinq mois. En 1952, la durée de croissance est sensiblement la même. 2 femelles au stade I le 20 avril arrivent au stade XI aux environs du 17 septembre, donc également en cinq mois.

Toutefois, des individus nés plus tôt semblent parcourir encore plus rapidement les différents stades de leur croissance. C'est ainsi que 3 femelles qui se trouvent au stade II le 20 avril, arrivent au stade XI aux environs du 15 août. Si l'on admet qu'il faille en avril au plus 20 jours pour passer du stade I au stade II, on voit qu'ici le parcours des stades juvéniles demanderait seulement 4 mois 1/2.

Mais, en règle générale, on peut affirmer qu'à Sète les Crabes nés au printemps atteignent le stade adulte (XII) en six mois et peuvent pondre dans l'année.

— Taille des stades suivant l'époque. — On peut constater que pour des époques de l'année séparées par un mois ou un mois 1/2 (avril-fin mai), la taille moyenne des 5 premiers stades est sensiblement la même.

Mais comme aucune règle n'est par la suite observée dans la valeur des taux de croissance, il existe une assez forte variabilité dans la taille des stades suivants.

Remarquons toutefois que les individus nés très tôt dans l'année auraient une taille inférieure à partir du stade V.

c) *Croissance des femelles de Roscoff.* — On s'aperçoit malheureusement que l'élevage réalisé à Roscoff n'est pas parallèle aux élevages de Sète. Tous les stades de départ qui s'échelonnent de I à IV sont récoltés mi-juin et effectuent leur première mue fin juin. Néanmoins, il nous est possible d'établir quelque comparaison entre la durée du parcours des stades juvéniles des animaux dans chaque région, à la même époque de l'année.

5 femelles se trouvent au stade IV fin juin. Elles parviennent fin août-début septembre, au stade IX.

4 femelles qui sont au stade V fin juin parviennent au stade IX fin août.

3 femelles qui sont au stade V en juillet atteignent le stade IX fin août également.

Le calcul des délais moyens d'intermue et des tailles moyennes de chaque stade (tableau XXI, p. 476) permet de tracer les courbes R^1 , R^2 , R^3 (fig. 39).

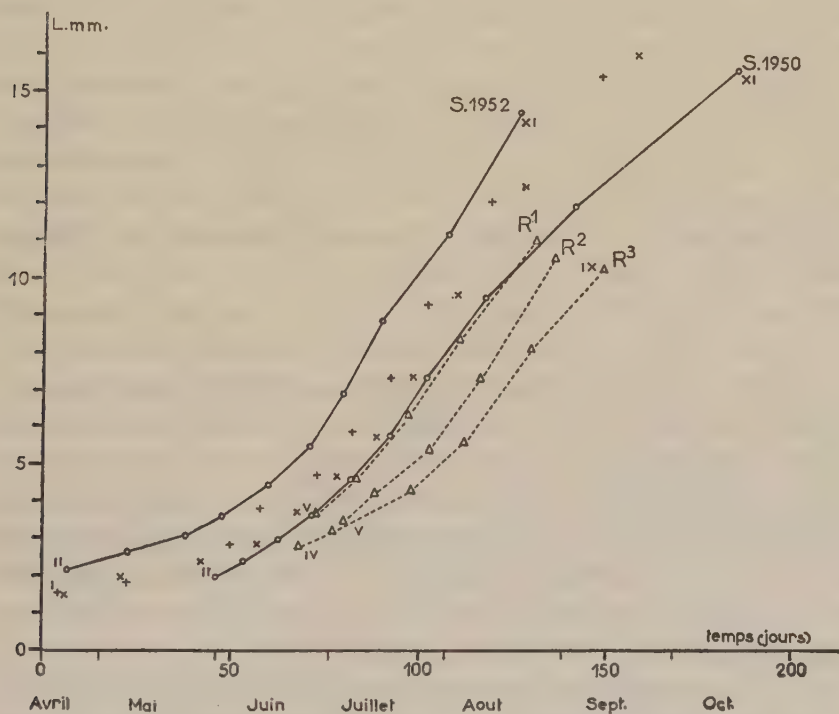


FIG. 39. — Variations de la longueur du céphalothorax de *Carcinus maenas* en fonction de l'âge et de l'époque de l'année à Roscoff (R^1 , R^2 , R^3) et à Sète (S. 1950, S. 1952).
o, $\triangle$ = moyenne relative à 3 ou 5 femelles.
+, x = 2 femelles suivies séparément à Sète.

En extrapolant pour les mues suivantes le taux de croissance moyen 1,30 observé au cours de ces quelques mues, on obtient les tailles suivantes :

Stade.....	X	XI	XII	XIII
Longueur....	14,3	18,5	24,05	31,2
Longueur....	13,2	17,1	22,2	28,8

or, d'après nos recherches statistiques, nous avons vu que les femelles prépubères se situent dans une marge de longueurs de 21 à 31 mm, 25 mm étant la taille moyenne.

Nous pouvons donc admettre que la mue de puberté des Crabes de Roscoff est la douzième. Le premier stade adulte serait le stade XIII.

d) *Comparaison entre la croissance des femelles de chaque région.* — Nous comparerons principalement les courbes R¹ et S 1950 qui traduisent la croissance de quelques femelles dans des conditions respectivement comparables d'un lieu à l'autre.

Il est facile de constater que le fragment de courbe délimité par les stades V et IX n'est pas parcouru de la même façon par les Crabes de Sète et ceux de Roscoff : le départ est identique en tous points (date, taille, stade), mais le stade IX est atteint plus tardivement et à une taille plus importante par le Crabe de la Manche que par celui de la Méditerranée.

La comparaison de R² et S 1950 fournit les mêmes résultats. De l'observation de ces fragments de courbes, il ressort donc que :

— dans leur milieu respectif, les Crabes de Sète croissent plus rapidement, c'est-à-dire qu'ils parcourent le même nombre de stades en un laps de temps plus court que ceux de Roscoff.

— la taille, à chaque mue successive reste plus faible que celle des Crabes de la Manche, ce qui, d'ailleurs, est peut-être une conséquence de ces intermues plus courtes. On peut en effet très bien supposer que l'animal dispose de moins de temps et de moins de réserves pour multiplier ses cellules et élaborer ses nouveaux tissus.

Ce rythme de croissance plus rapide associé à des taux de croissance plus faibles, n'est pourtant pas à lui seul responsable d'une maturité plus précoce en Méditerranée. Nous avons vu que les individus de Sète parvenaient au stade XI, prépubère, aux environs du 20 octobre. Si à partir du stade IX nous extrapolons non seulement le taux de croissance, mais aussi les délais d'intermue des Crabes de la Manche, il est fort vraisemblable qu'ils parviendront au stade XI à une taille supérieure et à une époque plus tardive que ceux de Sète. Mais ces animaux doivent encore subir une mue supplémentaire (XII^e) pour devenir prépubères.

Or, la température de l'eau s'abaissant rapidement en fin d'année, les délais d'intermue se trouvent fort allongés et demandent plusieurs mois. Il est fort probable alors que ces femelles ne mueront plus et atten-

dront le printemps suivant pour effectuer leur dernière ou leurs deux dernières mues, avant la mue de puberté.

Remarques sur la croissance des femelles de Roscoff. — Remarquons que les trois courbes de croissance des femelles de Roscoff concernent des Crabes qui, fin juin ou début juillet, atteignent le stade V. En ne tenant aucun compte d'une croissance plus lente qu'à Sète pour les cinq premiers stades, on peut admettre que ces animaux se trouvaient au stade I, aux environs du 15 ou du 20 juin. Ils représentent donc les individus qui sont nés des œufs d'hiver, à la fin du printemps. Ces animaux mueraient 8 à 10 fois avant leur premier hiver, résultat en accord avec ceux de WADDINGTON et BROOK qui notent 8 à 10 mues dans la première année.

Mais, à Roscoff comme à Plymouth (ORTON, 1936), on trouve tous les stades de croissance à la même époque. Les *Carcinus* qui sont nés très tôt au printemps (février-mars) peuvent très certainement atteindre l'état adulte lorsqu'ils entrent dans leur premier hiver, ainsi que le pensent également BROEKHUYSEN et ORTON (1936).

La majorité cependant, Crabes nés des œufs d'été et Crabes nés tardivement des œufs d'hiver, n'atteindront pas cette taille à l'approche de leur premier hiver et devront attendre le printemps suivant (nouvelle période de mue) pour effectuer leur puberté. Ils fournissent ainsi les femelles qui deviennent pubères en juillet. Leur croissance juvénile demanderait donc, ici aussi, un an environ, comme l'assure déjà ORTON.

3. — COMPARAISON DE LA TAILLE MOYENNE DES STADES JUVÉNILES ET DE L'INDICE DE FÉMINISATION MOYEN DE CHAQUE STADE.

MESURES — TABLEAUX. — Dans les tableaux XXII, p. 477 et XXIII, p. 478, nous avons groupé par stade les moyennes des mesures de longueur réalisées dans nos élevages de 1952 à Sète et de 1953 à Roscoff.

A l'intérieur d'un stade, des distinctions sont établies, d'une part entre les mesures faites sur des animaux récoltés dans la nature et des animaux obtenus par élevage et, d'autre part, entre les sexes (s.i. = sexe indéterminable ; s.d.s. = sans distinction de sexes).

Dans le tableau XXIV, p. 480, nous avons groupé les moyennes des indices R des femelles de Roscoff et de Sète. Les indices des stades I et II concernent mâles et femelles.

OPÉRATIONS STATISTIQUES. — Pour chaque type de mesures (longueur, indice de féminisation) la comparaison entre Roscoff et Sète est établie en suivant une méthode d'investigation statistique (5 11 donnée par CHAMBERS) qui permet d'évaluer si la moyenne des différences observées entre les valeurs de la grandeur mesurée pour des stades respectifs dans chaque population est mathématiquement valable.

On calcule les paramètres suivants :

$\bar{X}$ = moyenne des différences observées.

σ = déviation standard.

$\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ = erreur standard de la moyenne.

t = quotient de la moyenne des différences par l'erreur type de la moyenne.

RÉSULTATS.

a) *Taille moyenne des stades juvéniles.*

Crabes de Roscoff. — Le dernier stade obtenu est le stade IX. En extrapolant le taux de croissance moyen de 1,30, on obtient la taille moyenne des stades suivants jusqu'à 30,03 mm considérés comme taille moyenne du premier stade adulte. On remarque alors que :

— Il existe une infime différence entre les moyennes relatives aux individus récoltés et celles d'individus obtenus par élevage, ceci pour les cinq premiers stades. Qui plus est, la différence si légère soit-elle, est en faveur des individus élevés.

— Jusqu'au stade V compris, les mâles présentent une croissance légèrement plus forte que les femelles. A partir de ce stade, l'accroissement en longueur est plus important chez les femelles. Mais pour les cinq premiers stades le calcul du paramètre t donne $t = 0,08$, alors que la valeur donnée par les tables est 2,447. Pour les stades suivants, la valeur de t obtenu par le calcul est de 2,676 ; elle est donc légèrement plus importante que la valeur 2,571 donnée par les tables. Seule est à retenir la différence qui existe dans l'accroissement en longueur entre mâles et femelles à partir du stade V. Les femelles de Roscoff grandissent plus que les mâles. SHEN observe le même phénomène à partir du stade IV, en ce qui concerne la largeur et la longueur.

— Un fait intéressant est à signaler : il existe une profonde divergence entre nos mesures et celles du Crabe de Plymouth réalisées par SHEN.

En comparant les tableaux XXIII, p. 478 et XXIII *bis*, p. 479, on remarque que quel que soit le sexe, la longueur moyenne des stades de Roscoff est très inférieure à celle des stades respectifs des *Carcinus* de Plymouth. Dans les deux cas cependant, les taux de croissance sont des taux observés en élevage. Mais ce qui est frappant, c'est que dès le stade I on observe cette infériorité de nos chiffres. Alors que les animaux de SHEN mesurent 1,92 mm pour les mâles, et 1,87 mm pour les femelles, les *Carcinus* de Roscoff mesureraient en moyenne 1,57 mm. Cette profonde divergence reste inexpiquée.

Crabes de Sète. — L'élevage de Sète a été conduit jusqu'à la puberté atteinte au stade XII. Ici également, on note une différence entre les moyennes des stades respectifs des mâles et des femelles. Mais, fait curieux, la longueur des mâles est constamment supérieure à celle des femelles. Vérifiée statistiquement, la différence est significative. On peut donc affirmer qu'à Sète les mâles sont, à stade égal, plus longs que les femelles.

COMPARAISON AVEC LES RÉSULTATS DE VEILLET OBTENUS SANS DISTINCTION DES SEXES. — Comparés au tableau XXII *bis*, p. 479, nos chiffres apparaissent très inférieurs pour des stades identiques. Deux raisons peuvent expliquer en partie ces divergences :

— Les conditions de travail ne sont pas comparables et, de ce fait, les individus que nous avons suivis présentent un taux moyen de croissance égal à 25 %, alors que VEILLET le chiffre à 30 %.

— Cet auteur a choisi comme longueur du stade I, celle donnée par SHEN, bien supérieure à la nôtre et relative à des *Carcinus* de la Manche.

Un second point de divergence est la fréquence des mues. Si nous reprenons les courbes de croissance de 1950 et de 1952 et si nous les comparons à la courbe type (fig. 40) donnée par VEILLET, nous pouvons constater facilement que, à la même époque et dans le même laps de temps, nos animaux subissent moins de mues que ceux de VEILLET. Ainsi, par exemple, en juin, les Crabes étudiés par cet auteur seraient aux stades VI, VII, VIII, IX, alors que les nôtres parcourent les stades II, III, IV, V ou V, VI, VII. En août également, nos animaux sont en retard de un ou deux stades.

La croissance moyenne type donnée par ce chercheur est donc beaucoup plus forte, tant par les taux de croissance que par la succession plus rapide des mues.

Nos animaux ont été élevés dès leurs premiers stades et suivis au cours de leurs mues successives. S'il se peut que pour les premiers stades les intermues et les taux de croissance conservent des valeurs identiques à celles des animaux suivis dans la nature, il ne faut pas oublier que, comme l'a montré DRACH (1939) pour les stades suivants, le fait de conserver l'individu en captivité allonge ses délais d'intermue et diminue son taux de croissance. De plus, la température de l'élevage est toujours inférieure à celle de la Fangade. L'eau du canal qui alimente la Station

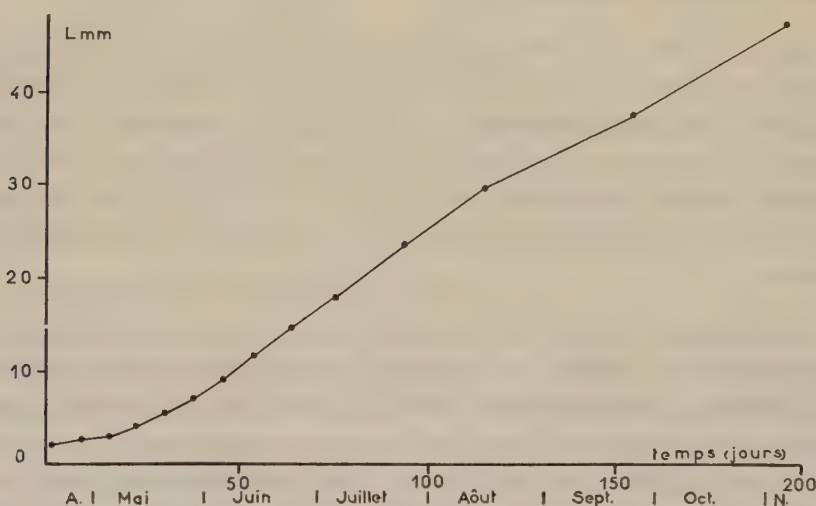


FIG. 40. — Variations de la longueur du céphalothorax de *Carcinus maenas* en fonction de l'âge et de l'époque de l'année à Sète d'après VEILLET.

de Sète est plus fraîche que celle de la Fangade, baie peu profonde et chauffée par le soleil, où les petits Crabes muent rapidement.

Après ces quelques considérations sur la croissance des jeunes stades, nous pouvons comparer les individus de même stade dans chaque région.

COMPARAISON ENTRE LA TAILLE DES STADES JUVÉNILES DE ROSCOFF ET DE SÈTE. — Les stades I ont la même longueur à Roscoff et à Sète. Jusqu'au stade VI, les Crabes de Sète sont légèrement plus forts que ceux de Roscoff, mais à partir de ce stade, les Crabes de la Manche voient leur taux de croissance augmenter, de sorte qu'ils parviennent au stade XI à une taille supérieure de 2 mm à celle des Crabes de la Méditerranée.

La valeur de telles différences examinée selon la méthode déjà citée fournit les résultats suivants :

— Du stade I au stade VI, t est égal à 1,78 ; or, pour $n = 6$, t doit être égal à 2,447. Il n'y a donc aucune évidence valable mathématiquement d'une taille plus forte de ces jeunes stades à Sète.

— Du stade VII au stade XI, t est égal à 3,77 ; or, pour $n = 5$, les tables donnent 2,571. La différence est nettement significative et les Crabes de la Manche sont, à stade égal, plus gros que ceux de Sète.

b) *Indice de féminisation*. — D'après le tableau XXIV, p. 480, on voit que la valeur de l'indice R présente une zone de stabilité entre les stades IV et V pour les Crabes de la Manche. Il semble bien qu'à Sète le palier soit plus étendu et comprenne les stades IV, V et VI.

Nous avons cherché si la différence que l'on observe entre les indices de même stade dans chacune des deux populations, est significativement valable.

Du stade I au stade IX, cette différence existe réellement : t est égal à 5,35 alors que d'après les tables de FISHER et YATES, il est égal à 2,262. Elle existe également entre les stades I et V, t étant égal à 4,13 au lieu de 2,571. Donc, les valeurs des indices R sont différentes dans la partie ascendante des deux courbes, et celles-ci ne sont pas superposées.

TAUX DE FÉMINISATION. — Une très légère infériorité existe déjà dans la valeur de R au stade I chez les *Carcinus* de Sète. A ce stade, R est égal à 1,40 à Sète et à 1,41 à Roscoff. Cette infériorité ne ferait que s'accroître au cours de la croissance des animaux.

Nous avons alors comparé les taux de féminisation des deux populations à stades égaux.

Entre les stades I et V, donc pour la partie ascendante de la courbe de croissance, la différence entre les moyennes des taux de féminisation entre chaque stade respectif des deux populations n'est pas significative : t est égal à 1,71 alors que pour $n = 4$, t est égal à 2,776.

Entre les stades VI et XI, la différence n'est pas significative, t étant égal à 1,18, alors que pour $n = 5$, t est égal à 2,571.

Ainsi, les indices de féminisation sont différents à stades équivalents : les *Carcinus* de Sète présentent dès le stade I et jusqu'à la puberté, des indices inférieurs en valeur absolue. L'abdomen est plus élargi. Mais les taux de féminisation d'une mue à l'autre sont sensiblement les mêmes pour les deux populations. Or, ce sont ces taux qui nous donnent précisément la pente de chaque courbe. On peut donc dire que du stade I à la puberté, les courbes sont parallèles.

Sur la figure 41, on a reporté les points représentatifs de l'indice moyen de féminisation R de chaque stade pour chaque population en fonction de la longueur moyenne des individus.

La croissance des stades juvéniles suivis en élevage nous a permis d'expliquer l'allure des courbes obtenues par l'étude statistique des femelles dans chaque population.

Les deux courbes sont sensiblement parallèles dans leurs deux parties : ascendante et descendante ; la courbe de Sète occupe la région inférieure. Dès le départ, la taille est identique, les indices R différents. Des taux de féminisation, ainsi que des taux de croissance identiques

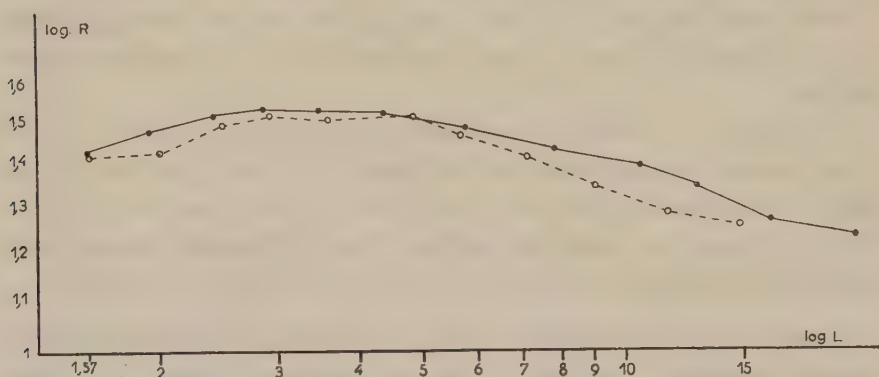


FIG. 41. — Variations du rapport de féminisation R de la longueur du 3^e segment abdominal à la longueur du 5^e en fonction de la longueur du céphalothorax chez des individus de Sète (o---o) et de Roscoff (●—●) suivis en élevage. (Coordonnées logarithmiques).

au cours de la phase ascendante et un nombre de mues semblables, fournissent deux sommets sensiblement superposables. Au cours de la phase d'élargissement de l'abdomen, la croissance plus forte des Crabes de Roscoff, permet d'atteindre le stade XI avec une légère avance de taille sur Sète. Néanmoins, elle ne suffit pas à expliquer la différence de taille observée à la puberté entre les deux populations. Elle n'est explicable et vérifiée d'ailleurs, que par l'accomplissement d'une mue supplémentaire à Roscoff.

4. — CROISSANCE DES CRABES DE LA MANCHE EN MÉDITERRANÉE.

Quelques Crabes de Luc-sur-Mer ont été élevés dans les eaux méditerranéennes. Il s'agit des animaux du tableau I (p. 453). Ils ont été transportés en juillet dans les eaux de Sète, alors qu'ils avaient une

longueur moyenne de 8,70 mm. Ils y ont effectué cinq mues et sont parvenus au stade XIII adulte en octobre, avec une taille moyenne de 28,7 mm.

Ainsi, chez ces femelles, la puberté n'est pas apparue plus précocement bien qu'elles aient été élevées dans le même milieu que les femelles de Sète. De plus, elles ont conservé les caractères morphologiques particuliers aux Crabes de la Manche. Peut-être faudrait-il que les animaux soient transportés beaucoup plus jeunes et séjournent plus longtemps dans leur nouveau milieu ?

Conclusion — Discussion.

RAPPORTS : CROISSANCE, MUE DE PUBERTÉ, MATURITÉ SEXUELLE.

Chez *Carcinus maenas*, la maturité sexuelle est atteinte à une taille plus faible en Méditerranée que dans la Manche.

De tels exemples de maturité avancée dans les régions méridionales ont été signalés chez de nombreux Vertébrés, en particulier chez les Poissons (LELOUP et OLIVEREAU, 1951). Or, comme chez beaucoup de Vertébrés, cette maturité génitale avancée entraîne un ralentissement de la croissance, ce qui explique les différences de tailles limites entre les populations de la Manche et de la Méditerranée. On a remarqué d'autre part (BOUGIS, 1949) que, même chez des espèces de *Mullus* voisines, soumises aux mêmes conditions de milieu, la maturité pouvait se faire à des tailles différentes. Or, chez ce Poisson, c'est dès les premiers mois de sa croissance que l'emprise de la sexualité paraît plus forte dans une espèce que dans l'autre, et l'on pense que dès cette époque elle exercerait son action retardatrice sur la croissance.

Chez le Crustacé *Carcinus maenas*, il ne semble pas que la maturation sexuelle soit responsable de la divergence observée dans la croissance des Crabes de la Manche et de la Méditerranée. Comme nous l'avons vu, cette maturation ne se fait qu'après la mue de puberté. Or, à ce moment déjà, la croissance n'est pas identique.

Pourquoi l'apparition des caractères sexuels de la puberté est-elle plus précoce dans la vie du Crabe en Méditerranée ? Il ne faut pas voir là une influence des conditions externes (des animaux de la Manche élevés dans ces eaux méridionales conservant leurs caractères), mais plutôt un phénomène régi par des facteurs génétiques différents. La phy-

siologie du *Carcinus* de la Manche serait différente de celle du *Carcinus* de la Méditerranée, cette physiologie représentant d'ailleurs sans doute un caractère acquis sous l'influence continue d'un certain milieu pendant des générations.

Les conditions humorales du *Carcinus* de chaque région sont certainement différentes. Si le pédoncule oculaire possède des actions multiples sur la croissance, la maturation génitale, pourquoi ne pas y voir l'homologue de la thyroïde ou de l'hypophyse des Vertébrés et considérer ces deux types de *Carcinus maenas* comme deux variétés endocriniennes ?

REMODTI (1933) et OLIVEREAU (1947) ont étudié la thyroïde et l'hypophyse des deux espèces de *Mullus* et ils ont remarqué une activité thyroïdienne plus importante dans un cas que dans l'autre. Il serait alors peut-être intéressant d'étudier l'histologie du pédoncule oculaire de *Carcinus maenas* et de ses complexes endocriniens dans chaque région, ou encore de suivre par une étude biochimique le milieu intérieur des deux types de *Carcinus*.

C. — Hypothèse sur la différenciation du *Carcinus maenas* de nos côtes en deux sous-espèces méditerranéenne et atlantique.

DEUX TYPES MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES.

Le genre *Carcinus*, très commun sur nos côtes, ne comprend qu'une seule espèce, *Carcinus maenas* (BOUVIER, 1940).

Nous venons d'en définir deux types.

Les caractères morphologiques utilisés pour la diagnose du *Carcinus maenas* sont présents dans les spécimens de ces deux types. Mais il semble bien que l'animal représenté et décrit par BOUVIER soit celui de la Manche ou de l'Atlantique. La forme méditerranéenne s'en éloigne par d'autres caractères. Certains qui, dès la naissance, sont présents et comparables dans les deux formes, régressent dans un des types au cours de sa croissance, alors qu'ils se développent dans l'autre type. D'autres sont différents dès la naissance (longueur des fouets antennaires et antennulaires, forme générale de la carapace).

A ces caractères morphologiques s'ajoutent des différences biologiques qui concernent les taux de croissance, le nombre de mues effectuées avant la puberté et les périodes de reproduction.

Nous pouvions nous demander si les caractères qui distinguent ces

deux types ne tiennent pas à des conditions de vie différentes (température, salinité, marées). Ils sont découverts en effet par l'étude de deux populations : l'une qui vit dans la Manche et l'autre en Méditerranée. Cette répartition pose avec acuité l'importance des facteurs géographiques dans la différenciation. Or, nous avons pu examiner la morphologie de quelques spécimens récoltés par différents laboratoires étrangers et français : Naples, Sète, Banyuls, Arcachon, Quiberon, Roscoff, Luc-sur-Mer, Hambourg, Kiel, Vigo, Wood's Hole. Les individus des eaux méditerranéennes présentent tous les critères morphologiques de différenciation indiqués précédemment. Ceux des côtes atlantiques et de la Mer du Nord ressemblent aux Crabes de Roscoff. Il existe donc un facteur géographique important dans cette différenciation. Il est évidemment difficile de ne pas y associer l'idée d'un facteur écologique, comme il l'est tout autant de déterminer les rôles respectifs de l'un et de l'autre.

Rappelons ici que nous avons élevé à Sète, dès les premiers stades, une quinzaine d'animaux de Luc-sur-Mer. Ils ont conservé, non seulement leurs caractères morphologiques, mais aussi leurs caractères biologiques (taux de croissance, taux de féminisation, périodes de pontes). Une influence écologique paraît donc tout à fait hors de cause.

Tout parle en faveur de l'existence de deux variétés de *Carcinus maenas*. Bien des espèces ont été séparées pour des différences purement morphologiques plus faibles et observées sur un petit nombre d'individus. Cependant, nous considérons que nous n'avons affaire qu'à deux variétés ou deux sous-espèces de *Carcinus maenas*.

Nous avons vérifié que ces deux variétés sont interfécondes : les femelles de la Manche croisées avec les mâles de la Méditerranée ont pondu et les œufs sont éclos. Mais les difficultés d'élevage ne nous ont malheureusement pas permis d'en suivre le développement.

Comment ces deux variétés sont-elles apparues ?

Nous pouvons répondre à cette question en nous inspirant de la théorie de l'isolement géographique.

Nous savons en effet que *Carcinus maenas* est une espèce cosmopolite (BOUVIER, 1940). Il s'étend de nos jours du Cap Nord à la Méditerranée. Il est signalé aux États-Unis, au Brésil, dans le Pacifique, la Mer Rouge, au Maroc et dans la Mer Noire. Étant donné sa présence à la fois dans l'Atlantique, le Pacifique et la Méditerranée, il serait un représentant de la faune circumtropicale et sa répartition peut s'expliquer clairement si nous le considérons comme un survivant de la faune de la Téthys

ancienne. Cette mer existait depuis le Cambrien. De direction Est-Ouest, elle réunissait entre eux le Pacifique Est, l'Atlantique central, la Méditerranée, l'Océan Indien et le Pacifique Ouest. C'est à l'époque tertiaire que les plus grandes aires continentales se sont effondrées et morcelées pour prendre la configuration actuelle. L'Amérique se sépare de l'Afrique et de l'Europe par la dislocation des vieux continents Nord-Atlantique et africano-brésilien. Entre ces continents s'approfondit l'Atlantique. La Méditerranée se réalise également par une série d'effondrements. Le continent indo-malgache s'affaisse en son milieu au profit de l'Océan Indien.

La faune initiale est alors partagée en quatre faunes distinctes. Dans chaque faune partielle, des caractères nouveaux prennent naissance, d'autres disparaissent sous l'influence de nouveaux facteurs biogéographiques. Parfois même un isolement sexuel avec l'espèce initiale favorise des mutations qui se stabilisent et s'implantent dans chaque population. Elles peuvent conduire, sinon à des genres, du moins à des espèces nouvelles.

Ainsi pourrait s'expliquer la formation des deux variétés atlantique et méditerranéenne du Crabe *Carcinus maenas*. On peut supposer qu'isolées depuis la séparation de l'Atlantique et de la Méditerranée, elles ont vécu dans des domaines caractérisés par des conditions de vie de plus en plus distinctes et ont évolué vers deux formes séparées.

Il semble que la forme méditerranéenne soit la plus proche de la forme ancestrale hypothétique. D'après BOUVIER (1940), le genre *Carcinus* serait issu des *Corystoidea*. Il présente quelques ressemblances avec le genre *Pirimela*. Or, le type méditerranéen de *Carcinus maenas* se rapproche beaucoup plus de *Pirimela* par sa forme générale, son ornementation et sa pilosité, que le type atlantique. Ce dernier en serait le plus éloigné et le plus évolué.

LIAISONS GÉOGRAPHIQUES. — Il ne faut pas oublier cependant que des communications ont toujours existé entre la Méditerranée et l'Atlantique. Pendant une partie du Paléogène elles s'effectuaient par un détroit espagnol correspondant à l'actuelle vallée du Guadalquivir et par un détroit marocain ou détroit de Fez. Au Néogène et jusqu'à nos jours, les deux mers ne communiquent plus que par le détroit de Gibraltar.

Jusqu'à quel point ces liaisons géographiques maintenues ont-elles influé sur la faune ? On ne sait. Il serait très intéressant de pouvoir se

procurer quelques spécimens de Gibraltar et de savoir ainsi s'il existe une forme intermédiaire entre les deux types que nous avons décrits.

ESPÈCES JUMELLES. — Ces deux formes, méditerranéenne et atlantique, peuvent être comparées aux « espèces jumelles » que l'on rencontre chaque fois qu'un domaine s'est séparé en deux.

D'après EKMAN (1935), on peut trouver encore à l'heure actuelle des genres ou des espèces identiques d'un domaine à l'autre de l'ancienne Téthys, ainsi que des « espèces jumelles ». C'est ainsi, par exemple, que la Dromie commune de Méditerranée, *Dromia vulgaris*, est très proche parente de la *Dromia dromia* indo-pacifique Ouest et que le Crabe *Eurynome* possède de nombreuses espèces indo-pacifiques Ouest et une espèce jumelle méditerranéo-atlantique. Donc, des genres ou des espèces sont apparentés d'assez près pour qu'on puisse les désigner sous le nom d'espèces jumelles. Quelle est la limite à respecter pour déclarer deux formes voisines, espèces jumelles ou sous-espèces ? C'est là un problème très complexe.

VARIÉTÉS MÉDITERRANÉENNES. — Il ne fait d'ailleurs presque aucun doute que même à l'intérieur d'un domaine, inévitablement divisé au point de vue biogéographique, on ne découvre des divisions faunistiques. En ce qui concerne la Méditerranée, il serait intéressant de vérifier si *Carcinus maenas* ne présente pas d'autres différences morphologiques ou biologiques comparables à celles qui distinguent les populations méditerranéenne et atlantique, suivant qu'il vit dans le sud de la France, à Naples, en Mer Rouge ou à Suez.

Il faut ajouter également que ce Crabe est, sur les côtes méridionales de France, particulièrement abondant dans les eaux saumâtres, c'est-à-dire dans les canaux et les étangs. Il est commun, non seulement dans l'Étang de Thau, mais aussi dans les étangs de Canet, de Salses et de Leucate. Les populations de ces divers étangs sont nettement séparées les unes des autres et l'on peut espérer obtenir des résultats intéressants en entreprenant leur étude morphologique et biométrique.

CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE

1. — L'étude détaillée et comparative de la morphologie externe du Crabe *Carcinus maenas* de la Manche et de la Méditerranée a permis de mettre en évidence certains caractères différentiels constants entre

les représentants de chaque population. Ces caractères intéressent l'ornementation (pilosité, dents, carènes) du céphalothorax et des appendices thoraciques. De plus, des différences biométriques apparaissent dans la forme de la carapace. L'application des méthodes statistiques modernes m'a permis de vérifier l'exactitude de ces dernières observations.

D'après l'étude des jeunes stades, on remarque que certains de ces caractères morphologiques sont déjà différents dès la naissance (longueur des antennes, dents du contour du céphalothorax) alors que d'autres (pilosité frontale) sont, au contraire, présents et comparables dans les deux types de *Carcinus* ; mais au cours du développement, ils régressent dans un cas et s'accusent dans l'autre.

2. — Les représentants de chaque population suivis dans leur milieu respectif présentent également des différences d'ordre biologique. La mue de puberté de la femelle est le principal critère de différenciation. Elle a lieu chez des individus plus petits en Méditerranée. Je crois qu'il n'est pas abusif d'affirmer qu'elle se fait à un stade moins avancé de la croissance. La croissance comparée des jeunes stades montre qu'en Méditerranée également les taux de croissance sont moins importants que dans la Manche. D'autre part, la féminisation de l'abdomen est plus conséquente en Méditerranée.

3. — Caractères morphologiques et biologiques propres à chaque type se maintiennent lorsque les animaux sont élevés dès les jeunes stades dans le même milieu. L'interfécondité entre les individus de chaque région a été vérifiée.

4. — On aurait affaire à deux races ou deux sous-espèces de *Carcinus maenas*. La répartition actuelle de ce Crustacé permet de supposer que les deux types sont apparus au moment de la séparation de la Manche et de la Méditerranée.

TROISIÈME PARTIE

DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES
DE LA PUBERTÉ

HISTORIQUE

Le problème du déterminisme des caractères sexuels externes chez les Crustacés n'est pas encore entièrement résolu.

Chez les Vertébrés, on sait que le sexe est déterminé au moment de la fécondation par la nature génotypique des cellules. Après la fécondation, les gonades se différencient dans le sens du sexe génétique. On pense que cette différenciation est due à l'action d'hormones élaborées sous l'influence des chromosomes sexuels. Ensuite, le tractus génital lui-même se différencie ; la localisation des gonies dans l'une ou l'autre région de la gonade, orienterait la différenciation de ce tractus. Puis la forme générale de l'individu s'établit lentement. A la puberté, lorsque les gonades deviennent fonctionnelles, certains caractères morphologiques atteignent leur plein épanouissement. On sait que le développement de ces caractères se fait sous l'influence d'hormones (androgènes ou oestrogènes) sécrétées par les gonades. Ces caractères morphologiques qui apparaissent au moment de l'activité génitale sont dits « caractères sexuels secondaires ».

Chez les Insectes, il est démontré qu'aucune corrélation n'existe entre le développement des caractères sexuels et l'activité des gonades. KELLOGG (1904) qui extrait les gonades du Ver à soie à l'état larvaire, obtient néanmoins un papillon qui présente tous ses caractères sexuels morphologiques.

Chez les Crustacés, on a cherché évidemment, par confrontation avec les résultats obtenus chez les Vertébrés, à rendre le fonctionnement génital responsable de l'apparition, parfois simultanée, de certains caractères morphologiques.

Trois types principaux d'observations et d'expériences vont nous montrer que le problème est assez complexe.

1. — Biologie de la reproduction.

Une série d'observations sur la biologie de la reproduction dans les divers groupes de Crustacés ont amené les chercheurs à établir une classification des caractères sexuels externes, en choisissant pour critère leur liaison ou leur indépendance avec l'activité génitale.

En 1922, SOLLAUD distingue trois sortes de caractères sexuels chez les Palémonidés :

— Les caractères mâles et femelles des jeunes individus, qui permettent de distinguer les sexes ;

— Les caractères dits « secondaires », principalement chez la femelle, caractères qui sont liés à l'incubation. Ils sont de deux sortes :

des caractères *permanents*, tels que la cavité incubatrice qui apparaît dans toute sa netteté au moment où va se produire la première ponte et qui subsiste pendant toute la vie adulte de l'animal ;

des caractères *cycliques ou périodiques*, qui apparaissent également au moment de la maturité génitale, mais qui disparaissent quand la période d'activité sexuelle est passée. C'est le cas de l'apparition temporaire des soies qui facilitent la fixation des œufs. SOLLAUD songe alors à une relation entre le développement de ces soies et les changements métaboliques qui affectent l'organisme femelle au moment de la maturation des oocytes.

M. L. LEGUEUX, en 1924, publie une note sur l'existence d'un caractère sexuel temporaire chez l'Amphipode *Gammarus duebenii*. Chez cet animal, les jeunes femelles présentent des oostégites dépourvus de soies. Dès qu'elles ont atteint un certain stade de leur croissance, elles effectuent une mue qui est suivie par la ponte. A cette mue, les oostégites se garnissent de soies. La femelle incube, pendant que se produit une nouvelle évolution des ovaires. Les embryons éclosent et quittent la femelle. Le même cycle se renouvelle : mue, ponte, incubation, et les soies des oostégites sont toujours présentes. Dès que la période de repos sexuel est atteinte, et pendant toute cette période, l'animal subit uniquement des mues où les soies n'apparaissent plus.

A. VANDEL, la même année, s'intéresse aux Isopodes. Les oostégites de ces Crustacés sont des formations temporaires qui disparaissent ou diminuent de taille à la mue qui suit la libération des jeunes. Les Aselles par exemple, parvenues à la maturité génitale, effectuent une mue suivie

immédiatement par la ponte. A cette mue, elles acquièrent de grands oostégites formant une cavité incubatrice qui reçoit la ponte. L'incubation a lieu. A l'éclosion des jeunes Aselles, les femelles effectuent une mue à laquelle les oostégites diminuent de taille. Puis il se produit une nouvelle évolution des ovaires, une nouvelle mue à grands oostégites une nouvelle ponte, et le cycle recommence pendant toute la période d'activité sexuelle. Au repos sexuel, les femelles ne font plus que des mues à très petits oostégites. VANDEL groupe ses résultats avec ceux des auteurs précédents et pense que les caractères sexuels temporaires sont bien en rapport avec l'activité des gonades.

C'est un premier pas franchi. Il reste à établir la preuve expérimentale de ces observations.

2. — Castration, Irradiation.

A cette époque, il semble bien que l'on puisse distinguer deux sortes de caractères sexuels chez les Crustacés : ceux qui se développent au moment de la reproduction et ceux qui sont fixés avant la maturité génitale.

Si l'on parvient si difficilement à démontrer la corrélation qui paraît exister entre certains caractères périodiques et l'activité cyclique de l'ovaire en particulier, c'est que les techniques endocrinologiques habituelles sont rarement applicables chez les Crustacés et plus particulièrement chez les Décapodes.

La castration chirurgicale est rendue pratiquement impossible par l'extension des organes génitaux et par le squelette tégumentaire trop calcifié. STAMATI (1887) l'a tentée sans succès chez l'Écrevisse, PRZIBRAM (1917) chez *Gelasimus pugnax*. Plus récemment, TAKAWAKI et NAKAMURA (1944) chez *Armadillidium vulgare* et H. CHARNIAUX (1952) chez *Orchestia gammarella* obtiennent des résultats satisfaisants. Les uns montrent que l'ablation chirurgicale des ovaires n'influe aucunement sur le développement des oostégites des Isopodes. L'autre prouve que les caractères temporaires des Amphipodes (soies ovigères des oostégites) sont liés à la maturation des gonades.

L'application trop délicate de ces techniques directes a orienté les travailleurs vers d'autres méthodes d'investigation.

La castration expérimentale par irradiation aux rayons du radium est réalisée dès 1926 par HAEMMERLI-BOVERI. Elle montre que, l'ovogenèse

supprimée par l'exposition des Aselles au bromure de radium, la poche incubatrice ne se forme pas et les oostégites conservent ainsi leur forme juvénile.

M. L. Le ROUX-LEGUEUX, en 1933, obtient des résultats identiques sur *Gammarus duebenii*. Les soies des oostégites n'apparaissent pas chez les animaux dont l'activité ovarienne est supprimée par le radium. Mais cette « castration » n'est pas définitive. Une fois le traitement interrompu, le fonctionnement génital redevient normal et les caractères réapparaissent.

Citons encore les travaux de CALLAN (1940) et de KNOWLES et CALLAN (1940) montrant une absence de développement des caractères sexuels secondaires chez les femelles de *Leander* après castration aux rayons X.

F. W. SPAETH (1951) qui soumet les femelles de *Hyalrella* (Amphipode) aux émanations du radium, constate un retour des ovaires à l'état juvénile en même temps que l'arrêt de l'apparition des soies. Il conclut à l'existence d'une hormone sexuelle femelle produite par les ovaires.

Ces résultats sont frappants. Mais on objecte classiquement à ces techniques que les radiations peuvent avoir un effet somatique beaucoup plus général et qu'elles peuvent léser d'autres organes que les ovaires, organes endocrines par exemple, connus ou non à l'époque, et qui interviendraient dans le développement de certains caractères sexuels. Des expériences d'irradiations localisées seraient préférables.

3. — Étude du parasitisme.

Des observations parallèles relèvent de l'étude du parasitisme des Crustacés par les Rhizocéphales.

C'est GIARD (1886-1887) qui, le premier, entrevoit une influence du parasite sur les caractères sexuels externes de l'hôte, en même temps qu'une atrophie de ses gonades. Pour lui, le problème est résolu. Il s'agit d'une « castration parasitaire » responsable des modifications sexuelles externes.

Mais, au cours des années qui suivent, d'autres travaux amassent des faits précis qui viennent détruire toute idée de castration parasitaire. Toutes les observations concourent alors (SMITH, 1910 ; POTTS, 1906 ; COURRIER, 1921) à démontrer que :

a) Les parasites Rhizocéphales féminisent les hôtes mâles. Cette féminisation n'est pas un retour vers une forme intermédiaire, comme

certains l'avaient cru (Van OORDT, 1928), mais une réelle acquisition de caractères femelles, qui plus est, de caractères femelles adultes.

b) D'autre part, il n'existe aucun parallélisme entre les modifications des gonades et celles des caractères sexuels externes. Les mâles parasités, en particulier, peuvent présenter tous les degrés de féminisation en même temps que des testicules parfaitement identifiables. Des spécimens qui ont perdu leur parasite peuvent même développer des ovules dans leurs testicules. Dans ce cas, les caractères sexuels, hautement modifiés, apparaissent toujours avant l'inversion du sexe de la gonade.

Le développement des caractères sexuels femelles chez les mâles parasités serait donc tout à fait indépendant de l'évolution des gonades. SMITH attire l'attention sur le fait que de tels animaux ont la *potentialité* de développer des ovaires et des caractères sexuels femelles. La différenciation des caractères sexuels primaires (gonades) et des caractères sexuels externes, serait alors, d'après lui, sous la dépendance d'un facteur commun, une hormone sexuelle hypothétique produite en dehors des gonades. Il l'appelle « substance sexuelle formative ».

Malheureusement, si l'on considère le cas des femelles, parasitées ou non, le problème est différent. SMITH (1910) qui travaille sur *Inachus mauritanicus*, aussi bien que MIYASHITA (1933) qui étudie *Eriocheir japonicus*, ne peuvent pas s'empêcher de noter la corrélation qui existe entre le plein développement des caractères sexuels adultes et la maturité génitale de l'animal. Ils admettent que les ovaires sécrètent une substance assurant le développement des caractères morphologiques externes, principalement lors de la maturité de la gonade. Un cas de parasitisme confirme d'ailleurs ces vues. MIYASHITA observe que la femelle du Crabe *Eriocheir japonicus*, parasitée par l'Entoniscien *Entionella fluviatilis*, conserve un abdomen de type juvénile. Ce caractère est invariablement associé à une réduction des ovaires.

De plus, quand le parasite meurt, la féminisation de l'abdomen peut reprendre. Un caractère sexuel, l'élargissement de l'abdomen, paraît donc bien, ici, dépendre de l'ovaire.

Mais ce caractère étudié par MIYASHITA peut n'être qu'une exception ; on sait que chez d'autres Crabes il est féminisé par la Sacculine. Il est alors logique de le ranger avec les caractères des mâles qui, eux aussi, sont féminisés par le parasite.

Les pléopodes qui, normalement, deviennent adultes lors de la maturité génitale, sont inhibés dans leur croissance par le parasitisme. On peut

voir ici aussi une liaison avec la réduction des ovaires. Mais comment expliquer que sous l'influence du même parasite certains caractères (élargissement de l'abdomen) soient hyperféminisés alors que d'autres (pléopodes) soient hypoféminisés ?

CALLAN (1940) et KNOWLES et CALLAN (1940) observent l'absence de développement des caractères sexuels secondaires (soies, glandes cémentaires) chez les femelles de *Leander* sp., parasitées par *Bopyrus* et suggèrent comme possible la sécrétion d'une hormone contrôlant ces caractères.

Conclusion.

Au moment où nous entreprenons la troisième partie de ce travail, le problème de la sexualité des Crustacés, en particulier celle des femelles de Brachyours, se présente de la façon suivante :

L'étude du parasitisme nous a montré que les caractères sexuels externes des mâles parasités sont modifiés alors que les testicules sont encore fonctionnels ou parfois même avant toute activité de la gonade. Il est tout naturel d'admettre que le développement des caractères sexuels est indépendant des gonades.

Mais si nous considérons maintenant une femelle normale, on remarque que le développement des caractères sexuels adultes est atteint avec la maturité génitale. Comment ne pas rapprocher ces caractères (élargissement de l'abdomen, métamorphose des pléopodes) de ceux des Amphipodes ou des Isopodes (soies des oostégites, lamelles incubatrices), autant de caractères dont l'apparition est en corrélation avec l'activité ovarienne ?

Mais alors si ces caractères adultes sont sous la dépendance d'une activité génitale, comment expliquer que dans la majeure partie des cas de parasitisme (exception faite du cas d'*Eriocheir japonicus* parasité par *Entionella fluviatilis*), on observe à la fois une hyperféminisation de l'abdomen et un arrêt du développement des pléopodes ? Le plus simple est d'admettre que le parasite agit sur eux par l'intermédiaire de réactions qui ne font pas intervenir les gonades.

En définitive, la conception la plus acceptable de la sexualité est celle que nous donne VEILLET, lequel s'appuie sur la théorie de SMITH.

Le sexe serait déterminé génétiquement au moment de la fécondation. La différenciation sexuelle de chaque territoire se ferait sous l'in-

fluence d'une réaction physico-chimique des cellules de ce territoire, réaction variable suivant l'équipement chromosomique de la cellule. Caractères sexuels primaires (gonades) et caractères sexuels externes seraient tous fixés au moment de la fécondation.

Mais les réactions qui dirigent le développement de chaque caractère sexuel, aussi bien gonades que caractères morphologiques, peuvent être influencées par l'intermédiaire du milieu intérieur, en particulier par un changement de composition de ce milieu. « Ce changement aurait les mêmes effets qu'un changement de constitution chromosomique. » Le parasitisme en particulier modifierait le milieu intérieur et ainsi s'expliquerait la modification des caractères sexuels primaires et celle des caractères externes.

La troisième partie de ce travail est une contribution à l'étude du déterminisme des caractères sexuels externes qui apparaissent au moment de la puberté chez *Carcinus maenas*. Dans deux chapitres différents, j'étudie successivement :

- le rôle des gonades ;
- le rôle des pédoncules oculaires.

CHAPITRE V.

RÔLE DES GONADES

Méthode d'étude directe

J'utilise la méthode d'étude directe qui consiste en des essais de castration et en des essais d'implantations de glandes génitales.

A. — Castration chirurgicale.

Chez les Décapodes Brachyours, les gonades sont très étendues. Elles sont situées sur le foie. Les testicules partent de l'angle externe antérieur du céphalothorax pour se diriger vers l'espace situé entre le gésier et le péricarde. Les ovaires sont encore plus importants puisque chaque organe envoie un diverticule jusqu'à l'extrémité postérieure du céphalothorax.

Ils forment un X dont les branches sont réunies par une commissure située dans l'espace péricarde-gésier.

Les jeunes Crabes chez lesquels l'ablation serait la plus intéressante ont des gonades transparentes et à peine visibles. Il ne saurait être question d'une ablation chirurgicale par extirpation au niveau des orifices génitaux suivant la méthode qui vient de donner de si beaux résultats à H. CHARNIAUX (1953) dans le groupe des Amphipodes.

J'ai cependant tenté d'enlever les gonades par ablations fragmentaires successives de l'organe. A l'aide d'une fraise de dentiste, un volet est pratiqué sur une portion de l'aire génitale céphalothoracique. Ce volet soulevé, je sectionne un fragment de l'organe que je retire. Rapidement le volet est remis en place et la blessure collodionnée afin d'éviter un épanchement trop important de liquide intérieur. Je pouvais espérer suivre ainsi le trajet de la gonade et l'extirper entièrement après trois ou quatre interventions séparées les unes des autres par des intervalles de temps plus ou moins longs. Mais les animaux ne supportent pas un tel traitement. Les pertes de sang sont beaucoup trop importantes ; très affaiblis, les opérés succombent généralement peu de temps après la seconde intervention.

B. — Implantations de gonades.

J'ai rappelé au cours de la première partie que l'apparition des caractères sexuels externes au moment de la mue de puberté chez la femelle de *Carcinus maenas* était antérieure à la vitellogenèse de l'animal. Cependant, il n'est pas interdit de supposer que le facteur déterminant le développement de ces caractères ne soit antérieur à la vitellogenèse. De plus, le rôle de certaines cellules somatiques des glandes génitales n'est peut-être pas à négliger.

Ce sont les raisons pour lesquelles j'ai pratiqué sur de jeunes individus des deux sexes, outre des implantations d'ovaires mûrs, des implantations d'ovaires prélevés à des stades de maturité moins avancés. Parallèlement à ces expériences, des implantations de testicules adultes ont été réalisées.

TECHNIQUE OPÉRATOIRE.

IMPLANTATION. — Ces expériences sont très délicates et j'ai dû effectuer plus d'une centaine d'essais avant d'obtenir, non seulement la survie

des animaux, mais aussi leur mue post-opératoire, mue essentielle si l'on veut assister à quelque modification morphologique.

La première difficulté rencontrée est celle du choix de la région de l'hôte qui conviendra le mieux à la réception de l'implant. Ce choix est assez limité. Les branchies occupent les territoires latéro-postérieurs du céphalothorax. L'aire cardiaque n'est pas à envisager. Il reste la région antérieure qui comprend la zone hépatique et celle du gésier.

J'ai essayé des implantations au niveau du foie, mais deux inconvénients se sont présentés. L'opération lèse très souvent les tubes hépatiques qui éclatent et l'animal survit rarement à un tel traumatisme. D'autre part, on retrouve difficilement le greffon qui se mêle aux tissus glandulaires de l'hôte. Son étude histologique est moins simple.

Il m'a semblé que la région du gésier donnerait de meilleurs résultats. En effet, l'implantation elle-même est facilitée par les tissus plus consistants de cette région. Au lieu de pénétrer dans un tissu mou, la pince suit parallèlement le gésier et va engager l'implant latéralement, sous l'hypoderme. De plus, le greffon est très visible à la dissection parmi les tissus musculaires et chitineux de l'hôte.

MARCHE A SUIVRE. — Préparation du récepteur. — Le jeune Crabé récepteur est placé sur une plaque de liège. On l'y maintient par une faible pression de l'index et du médius, chaque doigt s'appliquant sur les bords latéraux du céphalothorax. J'avais essayé de tendre deux élastiques, l'un sur la région antérieure de l'animal, l'autre sur la région postérieure. Mais ce moyen de contention ne convient que pour les individus d'une certaine taille. Sous la loupe binoculaire, on découpe, avec une fraise de dentiste, un morceau de carapace de forme quelconque. Il convient d'opérer délicatement. Souvent il m'est arrivé que, par un brusque changement de vitesse de rotation de la fraise, celle-ci pénètre plus profondément que je ne l'avais désiré. Pour éviter ce danger, on peut alors se contenter de mordre le squelette tégumentaire avec l'appareil, puis une fois ce premier tracé réalisé, continuer à fendre la carapace avec le tranchant d'une aiguille lancéolée. Cet instrument, plus facilement maniable, permet de soulever soigneusement le couvercle de carapace découpée, tout en maintenant en place l'hypoderme sous-jacent.

Préparation de l'implant et implantation. — Une fois cette opération réalisée, on peut abandonner le jeune Crabe dans un récipient pendant le temps nécessaire à la préparation de la greffe qu'il va recevoir.

Chez le Crabe donneur on découpe le pourtour du bouclier céphalo-thoracique que l'on enlève. L'hypoderme sous-jacent dégagé, on libère une portion de glande génitale des tissus qui l'entourent, sans toutefois la sectionner immédiatement.

On reprend le jeune récepteur dont on fend l'hypoderme qui apparaît à l'endroit du volet. Il se produit aussitôt un épanchement sanguin dont l'intensité varie suivant le stade d'intermue de l'animal. Sans perdre de temps, on sectionne un fragment de gonade précédemment dégagée chez le donneur. Puis on le saisit entre les mors d'une pince fine et on l'enfonce latéralement sous la carapace de l'hôte. Cette étape de l'intervention est particulièrement délicate. Inévitablement l'implant tend à s'échapper : les contractions des organes apportent à la blessure un flot de liquide intérieur qui entraîne le greffon. Le choix du lieu d'implantation m'a cependant permis de réduire ces difficultés.

Pendant toute la durée de l'opération, les animaux sont maintenus à l'air libre.

Injection à la pipette. — La technique que je viens de décrire convient pour des fragments d'ovaires prépubères et des fragments de testicules. Mais les ovaires mûrs sont beaucoup moins consistants et l'on est obligé de recourir aux injections à la pipette.

La pipette est faite dans un tube de verre effilé au Bunsen. Un tube de caoutchouc assez long la relie à la bouche de l'opérateur. Les ovules sont prélevés directement dans l'animal donneur. On les aspire dans la pipette. Celle-ci est alors introduite à la base d'une patte du récepteur. La piqûre est faite exactement dans la zone non calcifiée qui sert à l'articulation entre le basis et le coxa de la patte. La pipette est enfoncée assez loin dans les muscles ventraux de l'animal. On la retire graduellement tout en insufflant les ovules. La transparence des téguments de cette région du corps du jeune récepteur permet de voir l'implantat en place.

Après l'opération, les animaux sont maintenus quelques heures à l'air libre, puis remis dans les verres d'élevage.

Mue des opérés. — Il s'agit d'obtenir la mue de ces opérés. Généralement, l'animal affaibli meurt peu de temps avant qu'elle ne s'accomplisse. D'autre part, certaines exuvations rendent quelques animaux en expérience sans aucun intérêt. Il arrive en effet que le greffon adhère sur la face interne de l'exuvie, à l'emplacement de la cicatrice. Ceci

prouve qu'il est resté externe à l'hypoderme, pendant son séjour dans l'hôte.

Quelques individus cependant muent tout en conservant leur implantat. C'est leur étude que nous entreprenons.

1. — IMPLANTATIONS D'OVAIRES.

a) *Implantations d'ovaires prélevés sur femelles prépubères.* — 8 jeunes Crabes des deux sexes, de 10 à 12 mm de long, reçoivent un fragment d'ovaire le 22 juillet 1953. 7 d'entre eux muent entre le 26 juillet et le 23 septembre sans présenter de variations des caractères sexuels externes.

Deux individus femelles reçoivent le 2 juillet 1953 un fragment de gonade prélevé également sur une femelle prépubère. L'un mue le 5 juillet, le second mue le 16 juillet. Ce dernier présente des caractères sexuels propres aux femelles adultes.

Étude histologique des greffons. — Les opérés sont sacrifiés et la plupart des implantats retrouvés. Les greffons les mieux conservés présentent la forme d'une plaque adhérant au gésier masticateur. Son aspect est légèrement brunâtre. D'autres greffons sont restés fixés à l'exuvie et sont renflés en une boule jaunâtre. Les implantats sont fixés au Bouin ordinaire et colorés à l'hémalun-éosine. Examinés en coupes sériées, on remarque que beaucoup sont totalement sclérosés. Les tissus ne présentent plus aucune structure et il est impossible d'y distinguer une cellule vivante. L'implantat ovarien présente une dégénérescence totale des oocytes ; son centre, visiblement privé de toute vitalité, est entouré d'une épaisse gangue conjonctive.

Un individu cependant possède un greffon vivant plus d'un mois après l'implantation. Il s'agit d'un jeune mâle. L'implantat est formé d'un tissu très consistant fait de cellules nourricières qui se sont infiltrées entre les oocytes. Beaucoup de ceux-ci ont disparu ou sont en voie de dégénérescence mais certains sont normaux, bien vivants, avec noyau et nucléoles très apparents. Il n'existe aucune trace d'éléments mâles.

Temps de survie des oocytes. — L'étude du greffon n'est pas facilitée par la transparence des téguments comme elle l'est chez l'Amphipode *Orchestia gammarella*. Il est impossible de suivre son évolution en même

temps que celle de l'hôte sans sacrifier ce dernier. C'est ce que j'ai fait indépendamment des expériences précédentes.

Les animaux juvéniles d'un lot reçoivent des fragments d'ovaires prélevés sur des femelles prépubères. Les greffons sont retirés après des séjours de plus en plus longs dans le milieu intérieur de l'hôte.

L'examen des coupes montre qu'un implantat de 4 jours présente déjà une régression de quelques oocytes. Certains sont vacuolisés et envahis par des cellules folliculaires qui les phagocytent. Mais les oocytes vivants sont encore très nombreux.

11 jours après l'implantation, quelques oocytes seulement subsistent. Ils sont enchâssés dans un tissu très vivant et bien irrigué. Quelques nodules conjonctifs se sont formés, remplaçant certainement les oocytes dégénérés. Deux mois après l'implantation, il y a disparition totale des oocytes.

b) *Implantations d'ovaires prélevés sur femelles adultes a un stade de maturation plus avancé.* — Les ovaires de ces femelles sont jaune-crème et renferment des oocytes en période d'accroissement.

7 jeunes Crabes reçoivent un fragment de ces ovaires le 9 juillet 1953. Ils muent du 11 juillet au 14 août. Deux d'entre eux subissent une seconde mue. Aucune variation des caractères sexuels n'est remarquée, soit à la première, soit à la deuxième mue.

Étude histologique des greffons. — Un implantat qui a séjourné 56 jours dans le milieu intérieur d'un jeune Crabe femelle présente une dégénérescence totale des oocytes mais les cellules nourricières se sont considérablement multipliées. A la périphérie du greffon, on voit un tissu très vivant où se développent des plages de jeunes oogonies.

Temps de survie des oocytes. — 2 jours après l'implantation, le tissu est normal et comparable aux témoins. 10 jours après, les oocytes subsistent seulement sur le pourtour du greffon alors que la zone interne est envahie par des tissus sclérosés. Après 10 jours d'implantation, le nombre des oocytes en dégénérescence est très élevé.

c) *Implantations d'ovaires mûrs.* — Je grouperai ici les premiers résultats obtenus au cours de l'année 1951 et ceux de 1953. Ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, l'implantation de tels ovaires est beaucoup plus délicate que celle d'organes prélevés chez les femelles prépubères. L'opéré résiste moins bien à la mue post-opératoire.

En 1951, j'ai obtenu cette mue 7 à 15 jours après l'opération chez 3 individus seulement. Ils conservent leurs caractères juvéniles.

La technique d'implantation par injection à la pipette est préférable. L'animal résiste mieux à l'opération et, de plus, les ovules injectés restent visibles par transparence des téguments de la région d'injection. Les injections sont répétées de deux à trois fois de suite à 8 jours d'intervalle.

9 jeunes femelles de 10 mm environ reçoivent le 31 mars 1953, puis le 7 avril, une injection d'ovules mûrs prélevés sur des femelles adultes prêtes à pondre. 4 muent 3 à 59 jours après la seconde injection. Aucune modification des caractères sexuels externes et internes n'est apparue.

7 jeunes mâles de même taille sont traités de la même façon. Un seul mue 3 jours après la seconde injection sans présenter de caractères sexuels propres aux femelles. Les autres sont morts un mois environ après la dernière injection.

Une autre série de 8 mâles reçoit une unique injection le 7 avril 1953. 3 d'entre eux muent sans présenter de modifications des caractères sexuels.

Étude histologique. — Aussi bien chez les mâles que chez les femelles, un mois ou plus après la seconde injection, on peut voir encore très distinctement quelques oocytes jaunes. Après une mue, le porte-greffe conserve sous la cuticule les produits génitaux injectés. Sur coupes, on retrouve ces oocytes vivants dans le muscle de la patte de l'hôte.

J'ai examiné également quelques implantats. Un greffon, entre autres, ayant séjourné 4 jours seulement dans un jeune mâle, présente une involution qui va jusqu'à la fusion des oocytes en une masse centrale fortement éosinophile. D'autres oocytes sont en phagocytose avancée : les cellules folliculaires y pénètrent profondément. Certains, complètement disparus, sont remplacés par un nodule conjonctif. Cependant, quelques-uns restent vivants à la périphérie. Une gaine très importante formée par des cellules nourricières entoure l'implantat. Cette gaine est elle-même recouverte d'une seconde zone plus colorée composée exclusivement de groupes de jeunes oogonies. On y distingue clairement des oogonies en divisions.

2. — IMPLANTATIONS DE TESTICULES.

J'ai tenté également quelques implantations de gonades prélevées sur des mâles adultes.

En 1951, j'ai implanté des fragments de testicules dans le milieu intérieur de 20 femelles juvéniles. 13 mues sont obtenues, 2 à 45 jours après l'opération. Aucune transformation morphologique externe n'est à noter.

J'ai repris ces expériences en 1953.

Le 26 mars 1953, 6 jeunes femelles reçoivent deux testicules d'un adulte. Chacune d'elles reçoit donc 1/3 de glande génitale. Trois animaux muent entre le 30 avril et le 15 mai sans présenter de modifications de leurs caractères sexuels.

Le 27 mars 1953, 6 jeunes mâles reçoivent un implant identique. L'un d'entre eux mue le 6 juin, un autre mue deux fois le 12 avril et le 30 mai. Aucune modification des caractères sexuels externes et internes n'est à signaler.

Étude histologique. — Le greffon d'une des jeunes femelles opérées le 26 mars 1953 a été retrouvé le 15 mai. Il apparaît sous la forme d'une masse blanche intacte. Son examen histologique montre que les éléments du testicule sont restés vivants. Le fragment de testicule implanté s'est pelotonné sur lui-même, de sorte qu'il apparaît coupé transversalement à plusieurs niveaux. Tous les stades de la spermatogenèse sont représentés : spermatogonies I et II (celles-ci en métaphase), spermatocytes et nombreux spermatozoïdes. Ces plages d'éléments mâles sont dispersées dans un tissu qui s'est considérablement développé et qui est composé de cellules nourricières.

Un greffon implanté dans un jeune mâle le 27 mars 1953 est retiré le 3 mai. Il adhère légèrement à la carapace. Sur coupes, il présente une partie interne fortement sclérosée mais qui renferme cependant des spermatozoïdes. La périphérie de l'implantat est très vivante avec également de nombreuses plages de spermatozoïdes.

DISCUSSION.

Parmi les individus qui effectuent une mue post-opératoire, quels que soient le sexe et l'état d'évolution du fragment de gonade reçu, un seul devient morphologiquement adulte.

Je crois qu'il ne faut pas s'attarder sur ce cas. Le fait est sans doute tout à fait normal. Opéré à 16,7 mm de long, l'animal acquiert après la mue 19,2 mm. Or, à cette taille, on peut trouver dans la nature de telles femelles adultes. Ce cas sur 44 peut donc être négligé. C'est un

pourcentage vraiment faible pour pouvoir en tirer une conclusion en faveur d'une influence de l'ovaire sur l'apparition des caractères sexuels.

On peut évidemment se demander :

— Si chez les autres opérés la quantité de gonade implantée est suffisante pour déclencher le développement des caractères sexuels. Un seuil de concentration d'hormone pour lequel son action s'avère efficace doit en effet exister. Il est assez difficile de déterminer la valeur quantitative de ce seuil. Les animaux ne résistent pas à des implantations répétées.

Des expériences d'injection d'extraits ovariens vont peut-être nous permettre d'élucider cette question.

— Si le stade d'intermue des opérés n'intervient pas. On conçoit fort bien que si l'animal reçoit son greffon en fin d'intermue, les caractères somatiques du nouvel individu sont déjà déterminés et la greffe n'aura sans doute aucune influence sur leur formation. Bien que je n'aie pas étudié le stade de chacun des individus opérés, la plupart d'entre eux se trouvaient soit au début, soit au milieu de la période C. Ils ont mué 20 jours à 1 mois après l'opération ; c'est la durée d'une intermue normale pour des individus de cette taille. La greffe pouvait donc, à mon avis, exercer son influence sur l'élaboration des caractères du nouvel individu. D'ailleurs, quelques animaux ont subi une seconde mue post-opératoire sans caractères sexuels adultes.

C. — Injections d'extraits de gonades.

1. — INJECTIONS D'EXTRAITS OVARIENS.

PRÉPARATION DE L'EXTRAIT. — J'ai suivi la méthode indiquée par PANOUSE (1946) qui consiste à injecter l'extrait après coagulation des protéines par la chaleur et centrifugation.

4 ovaires de femelles adultes sont disséqués soigneusement puis broyés dans un tube à centrifuger à l'aide d'une baguette de verre à extrémité rodée. Après avoir ajouté la quantité d'eau de mer filtrée désirée, le tube est porté à la flamme d'un bec Bunsen. Le chauffage doit être surveillé attentivement afin d'éviter l'ébullition. On doit simplement obtenir la coagulation des protéines. On opère alors à la centrifugation pendant dix minutes. Le liquide filtré m'a donné 8 à 13/10 de cc d'extrait.

INJECTION. — Elle est faite à l'aide d'une seringue de 2 cc graduée au 1/10. On pique la base d'une patte marcheuse de l'animal à l'endroit de son articulation avec le thorax. On laisse le sang s'écouler un peu avant d'enfoncer le piston de la seringue. L'orifice d'injection n'est pas colloidonné mais simplement obturé avec le doigt pendant quelques instants. Les animaux sont conservés quelques minutes à sec avant de les replacer dans leurs récipients d'élevage.

DATES D'INJECTIONS. — 7 femelles de 10 à 13 mm sont soumises à 4 injections successives séparées les unes des autres par un délai de 3 à 6 jours. A chaque injection chacune d'elles reçoit 1/10 ou 2/10 de cc, suivant que les 4 ovaires ont donné un extrait de 8 ou 13/10 de cc. Chaque sujet reçoit ainsi approximativement à chaque injection la moitié d'un ovaire. Après 4 injections, il a reçu l'équivalent de 2 ovaires.

Les dates d'injections sont les suivantes : 28 et 31 août, 3 et 9 septembre 1953.

RÉSULTATS. — Les dates de mues sont : 5 septembre, 9 et 28 octobre et 17 novembre 1953. 3 animaux n'ont pas mué. Ces dates sont pour la plupart postérieures à la dernière injection. Un mois ou plus les en sépare.

Aucune modification morphologique externe ou interne n'est apparue. L'extrait d'ovaire de femelles adultes ne donne donc pas de meilleurs résultats que les implantations. Cependant, ici, la fraction de gonade agissante est de beaucoup supérieure à celle des implantations.

2. — INJECTIONS D'EXTRAITS TESTICULAIRES.

5 jeunes femelles et 5 jeunes mâles reçoivent, le 3 avril 1953, 6/10 de cc d'extrait obtenu à partir de 4 testicules adultes.

3 femelles muent du 25 avril au 9 mai 1953, sans présenter de modifications des caractères sexuels externes.

Le 9 mai 1953, tous les animaux en expérience reçoivent une seconde injection à laquelle d'ailleurs ils ne survivent pas.

Conclusion — Discussion.

1. — Quels que soient le sexe et le degré de maturité du fragment de gonade implantée ou des gonades utilisées pour la fabrication d'extraits, nous n'observons pas de modifications des caractères sexuels externes des opérés, à la mue post-opératoire ou à la mue suivante.

Mise à part la durée d'implantation qui demande peut-être à être prolongée, je pense que, tout au moins en ce qui concerne les implantations ovariennes, les résultats obtenus, en accord avec ceux de J. J. LEGRAND (1954 *b*) et de H. CHARNIAUX (1953), dans d'autres groupes de Crustacés, sont normaux. Il semble bien qu'une influence génitale ovarienne sur les caractères sexuels soit réservée aux caractères cycliques qui, normalement, sont liés à la vitellogenèse. Ces essais seraient certainement intéressants à tenter chez *Pachygrapsus marmoratus* où G. CORNUBERT (1954 *b*) vient de mettre en évidence l'existence de certains caractères périodiques liés à la maturité génitale.

2. — L'étude histologique des implantats, 1 à 3 mois après l'opération, indique une régression importante du tissu ovarien vers un stade de maturité moins avancé, régression qui paraît encore plus rapide chez les jeunes mâles. Ce phénomène est à rapprocher également de celui observé par J.-J. LEGRAND (1954 *b*) dans ses implantations d'ovaires chez les mâles d'Isopodes terrestres. Sans faire appel ici à un antagonisme entre hormone mâle et croissance des oocytes, on peut songer à une influence du milieu intérieur juvénile puisque la régression se fait aussi bien chez les hôtes femelles que chez les hôtes mâles.

Les fragments de testicules adultes implantés chez des individus juvéniles des deux sexes conservent leurs éléments sexuels vivants.

3. — L'absence d'orientation des oogonies dans le sens mâle, dans le cas d'implantats ovariens chez de jeunes mâles, se rapproche aussi des résultats de LEGRAND. Les Décapodes, Crustacés évolués, possèdent certainement des gonades beaucoup plus différenciées que les Amphipodes, ce qui ne faciliterait pas une inversion comme c'est le cas par exemple chez *Orchestia gammarella* (H. CHARNIAUX-COTTON, 1954 *a*).

4. — Dans tous les implantats examinés, ovariens ou testiculaires, les cellules nourricières se sont multipliées pour former parfois un véritable tissu. Nous avons déjà remarqué un nombre assez important de ces cellules dans des coupes transversales d'ovaires prélevés chez des femelles qui vont effectuer leur mue de puberté, et l'on aurait pu supposer alors un rôle endocrine de la part de ces cellules. Le fait que les caractères sexuels externes des opérés ne se soient pas modifiés ne permet pas de soutenir une telle hypothèse, à moins que, en vertu de la loi du tout ou rien, le volume des implantats ait été insuffisant.

CHAPITRE VI.

RÔLE DES PÉDONCULES OCULAIRES

Méthode d'étude indirecte.

Outre la méthode d'étude directe exposée au cours du chapitre V, j'ai utilisé une méthode indirecte qui consiste à dissocier les deux phénomènes dont on recherche à éclaircir la corrélation : développement génital et développement des caractères sexuels externes.

Dissociation des deux phénomènes par ablation des pédoncules oculaires.

J'ai tenté la dissociation du développement génital de celui des caractères sexuels par l'ablation des pédoncules oculaires. Ce type d'opération m'a été suggéré par les travaux de PANOUSE (1946). On sait en effet depuis une dizaine d'années que le pédoncule oculaire des Crustacés, outre ses effets multiples sur le comportement chromatique, la mue, le métabolisme des animaux, contrôle le développement des ovaires. C'est J.-B. PANOUSE qui, le premier, découvrit ce rôle du pédoncule oculaire. Il étudiait le comportement chromatique des Crevettes *Leander serratus* Pennant privées de leurs pédoncules. A la suite d'une observation fortuite, il remarque que les ovaires des Crevettes opérées se développent beaucoup plus rapidement que ceux des témoins. Il obtient même la ponte des animaux, un mois avant la période normale de ponte chez les Crevettes indemnes conservées dans les mêmes conditions. En pratiquant par la suite des ablations électives de glande du sinus, puis des implantations, il put montrer que cet organe jouait chez la Crevette un rôle inhibiteur par rapport au développement ovarien.

BROWN Jr et JONES parviennent, en 1947, aux mêmes résultats chez l'Écrevisse américaine *Cambarus immunis* privée des pédoncules oculaires.

En 1949 ces mêmes auteurs travaillent sur le Crabe *Uca pugilator*. Ils notent une rapide augmentation du poids frais de l'ovaire chez les femelles adultes privées de pédoncules oculaires. Quelques-unes de ces

femelles pondent, alors qu'aucun des témoins ne pond à cette époque. Des implantations de glande du sinus peuvent non seulement inhiber la croissance des ovaires partiellement développés, mais aussi réduire la taille de ces organes.

Ainsi, par l'ablation des pédoncules oculaires il est possible d'accélérer la croissance de l'ovaire. Toutes les expériences précitées ont été réalisées chez des animaux adultes. Je les ai reprises chez le Crabe *Carcinus maenas*, sur des animaux impubères, dans le but d'obtenir un développement anticipé des gonades et de suivre alors la réalisation des caractères sexuels externes. Mes recherches ont porté sur des individus des deux sexes.

A. — Action sur les gonades.

1. — INDIVIDUS FEMELLES.

Parmi les femelles qualifiées d'impubères, je distinguerai d'une part les femelles prépubères, d'autre part les femelles juvéniles.

a) *Femelles prépubères.* — Deux expériences sont réalisées à la Station biologique de Roscoff. La première (expérience A) a lieu le 13 juillet 1951 et se poursuit jusqu'au 15 octobre de la même année. La seconde, entreprise le 8 septembre 1951, se termine le 3 novembre.

Expérience A.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE. — Je dispose malheureusement d'un nombre peu important d'individus mais les résultats obtenus n'en sont pas moins très significatifs. 8 femelles sont opérées. Leur longueur céphalo-thoracique est comprise entre 24 et 27 mm. L'ablation des pédoncules oculaires est très simple. On sectionne chaque organe à sa base, à l'aide de ciseaux très fins. Les plaies sont collodionnées ou cautérisées avec une aiguille chauffée au rouge pour éviter une hémorragie trop abondante.

Les animaux sont élevés dans des récipients individuels, en même temps que 10 femelles indemnes de même taille. Témoins et opérés sont nourris régulièrement, une fois par jour.

Parmi les 8 femelles opérées, 2 d'entre elles qui présentent des soies, quoique très courtes, en bordure des segments abdominaux, sont adultes. Un examen minutieux permet de mettre en évidence, sur la cavité thoracique, les traces de l'accouplement imprimées par le telson du mâle.

Les 6 autres animaux sont rigoureusement impubères et, d'après leur taille, se trouvent très vraisemblablement dans l'intermue qui précède la mue de puberté.

OBSERVATIONS. — *Vitalité.* — Aussitôt après l'opération, les animaux sont remis dans leur récipient d'élevage. Ils se jettent sur la nourriture, mangent voracement et paraissent ne jamais être rassasiés. Moins vigoureux que les témoins, ils sont gênés par la perte de la vue. Leur comportement est très particulier : la région frontale est sans cesse émergée, les maxillipèdes sont animés d'un battement rapide et continu.

Coloration. — Le 15 juillet 1951, on remarque chez certains opérés un changement de couleur qui va en s'accroissant de jour en jour. Généralement verte, la région dorso-frontale du Crabe passe au rouge brique. Le 20 juillet, le virement de teinte se propage sur tout le thorax qui jaunit puis rougit. Il gagne ensuite les articulations des appendices et la face ventrale de l'animal.

Ce phénomène est sans rapport avec le changement brutal et bien connu qui se produit après l'ablation des pédoncules oculaires chez la Crevette (PANOUSE, 1946) ou chez le Brachyoure *Uca* (BROWN, 1950) et qui consiste en un étalement du pigment des cellules colorées. Nous avons affaire ici à un processus très lent. Il est à rapprocher de l'observation faite par R. K. ABRAMOWITZ et A. A. ABRAMOWITZ (1940) sur le Crabe *Uca pugilator*. Privé de ses pédoncules oculaires, cet animal perd sa coloration. L'effet devient très net surtout après une mue.

Chez *Carcinus maenas* le phénomène est plus ou moins marqué suivant que l'ablation des pédoncules se fait à une étape plus ou moins avancée du cycle d'intermue. Ainsi, un des animaux qui a mué peu de temps avant l'opération et qui se trouve vraisemblablement au stade C (DRACH, 1939) rougit insensiblement environ 15 jours après l'ablation. Les animaux qui sont au stade D et qui muent quelques jours après l'ablation ne changent pas de couleur. Ces observations mettent en évidence le rôle joué par le stade d'intermue dans un tel phénomène. LENEL et VEILLET (1951) ont approfondi la question. Il en résulte que c'est la couche pigmentaire de la nouvelle cuticule sécrétée par l'animal opéré qui se colore d'abord. Le rougissement progresse avec la sécrétion de cette couche. La teinte rouge, puis violette après une mue, serait due soit à la destruction du complexe astacine-protéine, soit à la formation d'un autre complexe.

Mortalité. — Deux animaux sont morts, l'un en muant 9 jours après l'opération, l'autre sans avoir mué.

Action sur les ovaires. — Le 14 août 1951, donc un mois après l'ablation, une femelle pond. La dernière ponte observée se produit le 27 août. Du 14 au 27 août, chaque opéré a pondu une fois.

Ces résultats sont groupés dans le tableau XXV (p. 481). On remarquera même qu'un des animaux pond deux fois de suite. Les deux pontes se succèdent à 1 mois et 12 jours d'intervalle sans que l'animal mue. J'ai observé ce fait plusieurs fois au cours de mes élevages et j'y consacrerai un paragraphe ultérieur. Les témoins conservés dans les mêmes conditions ne pondent pas et ne présentent pas le moindre développement des ovaires.

CONCLUSION — DISCUSSION. — Les 6 femelles qui ont survécu à l'opération ont pondu. On peut objecter que le nombre d'animaux en expérience est faible mais ce qui importe, c'est le pourcentage de pontes obtenues. Or il est de 100 %.

1. — Parmi ces 6 femelles, 2 sont adultes. Elles confirment les résultats de BROWN et JONES (1949) et étendent ainsi le nombre des espèces chez lesquelles l'ablation des pédoncules oculaires accélère la croissance ovarienne. Tout récemment d'ailleurs, CARLISLE (1953 c) fait les mêmes observations sur l'Hyppolytidae *Lysmata seticaudata* RISSE.

2. — Fait intéressant d'autre part, j'obtiens la ponte expérimentale chez les Crabes femelles qui ne sont pas encore parvenus à l'état adulte du point de vue morphologique. L'ablation des pédoncules oculaires déclenche la maturation des ovaires chez les femelles prépubères.

3. — Ces pontes expérimentales prématurées ne sont pas suivies de mues. L'un des phénomènes se produit (ponte) sans que l'autre (mue qui permettrait le développement des caractères sexuels adultes) apparaisse. Cependant, les animaux sont élevés pendant trois mois et d'après les résultats obtenus chez les témoins, la mue aurait dû se produire. Cette expérience nous a permis d'obtenir le fonctionnement des ovaires sans que la présence des caractères sexuels externes liés à la puberté soit nécessaire. Il y a eu inversion dans l'ordre d'apparition des deux phénomènes : mue de puberté-ponte.

Expérience B.

Cette expérience est réalisée sur un nombre plus élevé d'individus.

MATÉRIEL. — 42 femelles de 20 à 27 mm de longueur céphalothoracique sont privées de leurs pédoncules oculaires. Elles présentent un abdomen accroché, sans bordure de soies pubérales. Le décrochage qui se produit parfois est certainement accidentel car on ne voit jamais de traces d'accouplement chez ces femelles. Les animaux sont mis en élevage à raison de deux par récipient.

OBSERVATIONS. — Je renouvelle de nombreuses observations faites au cours de l'expérience précédente.

Vitalité. — Les *Carcinus* présentent le même comportement (accroissement de l'appétit, mouvement rapide des maxillipèdes avec émergence presque constante de la région buccale). Les animaux ont l'habitude de se maintenir ensemble et d'enchevêtrer leurs pattes ; souvent ils se placent l'un au-dessus de l'autre. Sans grande activité, ils restent très longtemps, comme figés, dans la même position.

Coloration. — Même variation de teinte que pendant les mois de juillet et août.

Mues. — Au cours de l'expérience A, seuls les animaux opérés au stade d'intermue D ont mué, peu de temps après l'ablation. Les autres animaux conservés pendant un, deux ou même trois mois, n'ont pas mué, mais ils ont pondu.

Au cours de ce second essai, les résultats sont différents (Tableau XXVI, p. 481). Le nombre de mues obtenues est beaucoup plus important. L'exuviation affecte non seulement les individus qui se trouvaient sur le point de muer au moment de l'opération, mais aussi ceux qui se trouvaient au début du cycle d'intermue.

Ces mues, qui sont des mues de puberté, ont réduit considérablement le nombre des femelles prépubères en expérience.

Mortalité (Tableau XXVII, p. 482). — Mortalité post-opératoire : elle est insignifiante. Sur 42 femelles opérées, 5 sont mortes dans les 2 jours qui suivent l'opération. Le pourcentage est ainsi légèrement inférieur à 1/8.

— Mortalité due à la mue : jusqu'au 28 octobre les animaux qui succombent sont des Crabes ayant subi une mue depuis le début de l'expérience. Cette mortalité est assez importante puisque sur 15 animaux qui ont mué, 8 sont morts.

— Mortalité sans cause apparente : le taux de mortalité le plus important est constaté chez les femelles prépubères qui n'ont pas mué depuis l'opération. A partir du 12 octobre, donc un peu plus d'un mois après l'ablation des pédoncules oculaires, on observe presque quotidiennement la mort d'un, ou de deux de ces animaux. Ils présentent tous un écartement de la carapace et du premier tergite abdominal que BROWN et CUNNINGHAM (1939) ont interprété chez *Cambarus immunis* comme un commencement de mue. Cette interprétation est tout à fait inexacte dans le cas de *Carcinus maenas*.

Action sur les ovaires. — 1. — Ovaires des femelles prépubères. — A la mi-octobre également ont lieu les premières pontes. Trois sont à signaler dont voici les dates : 16, 18 et 26 octobre 1951. Les animaux ne conservent que très peu d'œufs fixés aux pléopodes. La majeure partie de la ponte se répand au fond de la boîte d'élevage.

D'après les résultats obtenus au cours de l'expérience A, nous aurions dû observer au cours de ce nouvel essai la ponte de tous les animaux prépubères. Or, comme nous l'avons déjà indiqué, beaucoup d'entr'eux périssent. A la dissection cependant ils révèlent tous sans exception des ovaires extrêmement volumineux et qui envahissent entièrement le céphalothorax. Ils recouvrent même le gésier masticateur et le cœur. Leur teinte varie du jaune d'or au rouge. Les ovules sont très visibles.

Il semble que la forte mortalité de ces femelles prépubères provienne du fait que l'animal ne puisse pas évacuer ses œufs. Les ovaires, trop volumineux, compriment certains organes et peuvent ainsi entraîner la mort. Le décrochage de l'abdomen et la ponte ont eu lieu cependant chez trois animaux.

La croissance accélérée des gonades se manifeste 10 jours après l'ablation.

Le 18 septembre 1951, un volet est pratiqué à l'aide d'une fraise de dentiste sur la carapace de 6 Crabes témoins, dans la région de l'aire génitale. Les ovaires apparaissent parfaitement incolores ; chez 6 femelles opérées, 3 présentent des ovaires jaune d'or, 2 des ovaires blanc laiteux et 1 des ovaires incolores.

Le 20 octobre, la dissection de 4 femelles indemnes révèle toujours des ovaires parfaitement incolores. Les opérées pondent.

2. — Ovaires des femelles qui ont subi une mue depuis l'opération. — Les ovaires des Crabes qui ont subi une mue post-opératoire sont beaucoup moins développés que ceux des animaux restés au stade prépubère.

Souvent, ces gonades présentent des ovules blanchâtres. Seraient-elles en voie de dégénérescence ?

Dans bien des cas cependant, les ovules sont jaune d'or et sains (Tableau XXVIII, p. 483). C'est le cas par exemple de deux animaux qui, opérés en avril 1952, ont mué et présenté ensuite des ovaires bourrés d'œufs normaux.

Au cours de cette seconde expérience, ces animaux sont de loin les plus intéressants. Ils subissent en effet une mue spéciale que j'étudierai dans le paragraphe B.

CONCLUSION. — Les résultats obtenus sont les suivants :

— Les animaux restés au stade prépubère présentent, un mois après l'ablation des pédoncules oculaires, des ovaires excessivement développés, bourrés d'ovules rouges sur le point d'être pondus. Trois pontes ont d'ailleurs été observées.

— Les animaux qui ont subi une mue post-opératoire présentent un développement ovarien assez faible, cependant légèrement supérieur à celui des témoins.

— Au cours de cette expérience B le nombre de mues est plus élevé que durant la première expérience A.

DISCUSSION. — 1. Comment expliquer qu'après l'ablation des pédoncules oculaires on obtienne dans certains cas la ponte, dans d'autres la mue des animaux ? Cela peut dépendre :

a) Du fait que les animaux opérés au cours du second essai sont plus nombreux que ceux du premier essai.

b) Du stade d'intermue des animaux au moment de l'ablation.

c) De l'époque différente des deux expériences.

a) Le nombre plus élevé d'animaux mis en expérience en septembre n'apparaît pas comme une cause à retenir. En effet, les Crabes qui ont mué au cours de l'essai de juillet (et que j'ai soustraits du lot en expérimentation) sont uniquement des individus qui se trouvaient sur le point de muer.

Au cours de la seconde expérience ce sont ceux-là, mais aussi d'autres qui n'étaient pas en fin de cycle d'intermue au moment de l'ablation.

Le nombre plus élevé de mues ne provient pas d'un nombre plus élevé d'animaux en expérience mais d'une continuation normale des processus de mue chez de nombreux individus du second essai, alors qu'ils apparaissent stoppés au cours du premier essai.

b) Le stade d'intermue des sujets au moment de l'ablation semble également ne pas intervenir.

PANOUSE (1946) a étudié les conditions de la croissance ovarienne chez *Leander serratus* privé de pédoncules oculaires ou de glandes du sinus. Il a noté que la croissance de l'ovaire et le cycle d'intermue apparaissent étroitement liés. La croissance de l'ovaire serait à peu près limitée au stade D (DRACH, 1944). D'après des observations directes, seuls les animaux qui n'ont pas dépassé la moitié du stade C₃ au moment de l'ablation peuvent arriver à pondre, après la première mue. Tous les autres doivent subir deux exuviations avant de devenir incubants et jusqu'au stade D¹ du cycle suivant la première mue, leur ovaire grossit relativement peu. Il rapproche ses observations de celle de DRACH sur la durée du cycle d'intermue : il est impossible dit cet auteur, d'obtenir un raccourcissement du cycle après l'étape D¹ ; à ce stade, le mécanisme de la croissance est déclenché et ne peut plus être modifié, aussi bien en ce qui concerne l'ovaire que la durée d'intermue.

Chez *Carcinus maenas* le problème n'est pas le même. Au cours de l'expérience A, il s'est produit vraisemblablement ceci : seuls les Crabes n'ayant pas dépassé une certaine étape (étape D sans doute) au moment de l'ablation, ont pondu, mais ici avec cette différence qu'ils n'ont pas mué avant la ponte. Les autres, chez lesquels la mue était déjà préparée, ont mué. Mais au cours du second essai de septembre, parmi les animaux qui, au moment de l'ablation des pédoncules oculaires, se trouvaient à une étape du cycle antérieure à l'étape D, probablement en C³ ou C⁴, certains ont subi une mue, d'autres ont pondu. D'après PANOUSE, tous auraient dû muer rapidement puis pondre. Il apparaît ainsi que toute étape du cycle d'intermue antérieure à l'étape D et qui caractérise les animaux au moment de l'ablation ne joue aucun rôle dans la nature du résultat obtenu : mue ou ponte. Ou bien alors, au cours des étapes C³ et C⁴ qui sont très longues, il existerait des périodes très précises dont certaines détermineraient la mue. Au cours du second essai, la probabilité

serait plus forte pour que de telles périodes physiologiques soient atteintes par l'animal, avant l'ablation de ses pédoncules et les processus de mue se poursuivraient.

De toute façon, il semble bien déjà que chez *Carcinus maenas* l'accélération de la croissance ovarienne, ne soit pas liée à l'accélération de la croissance générale de l'individu. Nous aurons d'ailleurs l'occasion d'en reparler.

Des expériences plus précises, avec détermination exacte du cycle d'intermue au moment de l'opération seraient intéressantes à réaliser.

c) Les conditions d'élevage, variables d'un essai à l'autre, sont peut-être responsables de la différence des résultats.

On sait que la température influe sur la vitesse de parcours des intermues des Crustacés. Un abaissement de température allonge la durée du cycle aussi bien chez les animaux indemnes que chez les opérés (DRACH, 1944). L'accroissement relatif est d'ailleurs plus grand chez ces derniers.

De juillet à septembre la température de l'eau de mer a baissé. Nous devrions donc obtenir moins de mues au cours du second essai, ce qui n'est pas le cas. Mais comme cette influence de la température dépend d'autre part de très nombreux facteurs, en particulier de la taille des animaux, il est fort possible qu'à la taille adulte elle passe inaperçue.

On peut tout aussi bien supposer qu'elle agisse sur la ponte et qu'en la favorisant chez les animaux sans pédoncules elle inhibe le phénomène de la mue.

Les conditions d'expérience variables d'un essai à l'autre sont certainement les raisons qui font apparaître une différence dans les résultats obtenus.

2. — Fixation des œufs. — La majeure partie d'une ponte provoquée expérimentalement chez une femelle prépubère se répand en une plaque sur le fond du récipient d'élevage. L'absence de fécondation chez ces femelles en est-elle responsable ? D'après BRAUN (1875-1876-1877) il existerait une certaine relation entre le lieu de fertilisation des œufs et le siège des glandes cémentaires. Il en existe peut-être une également entre les deux mécanismes : fertilisation et fixation des œufs.

Je pense plutôt que, comme c'est le cas chez les femelles adultes et indemnes de nombreux Crustacés conservés en élevage (PANOUSE, 1946 ; BROEKHUYSEN, 1936 et observations personnelles sur *Carcinus maenas*),

la captivité entraîne une fixation défectueuse, les animaux ne trouvant pas le substratum adéquat pour former leur cavité incubatrice.

Le fait intéressant à signaler n'est pas là. A notre avis, c'est au contraire la fixation de quelques œufs aux soies des endopodites des femelles prépubères qui mérite notre attention.

a) Fixation des œufs chez les animaux indemnes.

Rappelons brièvement les différentes opinions émises jusqu'à présent sur le mode de fixation des œufs chez les Crustacés. Chez la plupart d'entre eux, une substance fixatrice serait sécrétée au moment de la ponte (CAVOLINI, 1887). L'origine de cet enduit visqueux serait variable suivant les espèces et même suivant les auteurs : poche copulatrice chez la *Maia* (ERDL, 1843) et chez la plupart des Brachyours (CANO, 1891), oviducte chez *Homarus americanus* (BUMPUS, 1891), glandes du réceptacle séminal chez *Eriocheir sinensis* (PETERS-PANNING et SCHNAKENBECK, 1933), pléopodes d'après HERRICK (1896) chez *Homarus americanus*, exopodites et endopodites également chez *Cambarus affinis* (ANDREWS, 1904-1906).

Pour LEREBoullet (1860), une substance blanche qui recouvre certaines parties de l'abdomen avant la ponte se transformerait en un produit visqueux et translucide agglutinant les œufs.

Cet enduit agglutinant serait une chitine liquide qui s'accumule dans la cavité incubatrice. Elle se solidifierait au contact de l'eau de mer et, ainsi, fixerait les œufs entre eux. La fixation serait facilitée par les mouvements de l'animal et de ses endopodites.

Chez les Brachyours cependant, on a remarqué que, contrairement à ce qui se passe chez le Homard par exemple, les œufs ne sont pas collés les uns aux autres et ils se fixent uniquement aux soies des endopodites. Chaque œuf est englobé individuellement dans une capsule chitineuse. Pour ces diverses raisons, on a pensé que la sécrétion d'un ciment fixateur n'existerait pas. WILLIAMSON (1904) voit alors la fixation des œufs comme un empalement de chacun d'eux par les longues soies des endopodites. Celles-ci perceraient le chorion ou membrane externe de l'œuf. Le liquide qui se trouve entre ce chorion et la membrane péri-vitelline s'échapperait par la blessure, durcirait et fixerait l'œuf au moyen d'un funicule dont la formation serait facilitée par les mouvements des pléopodes. Pour BROEKHUYSEN (1936) la soie de l'endopodite s'imprimerait simplement sur l'œuf.

YONGE (1937) démontre par des coupes histologiques que la membrane externe des œufs de *Homarus vulgaris* est due à la sécrétion de glandes cémentaires. Ces glandes existent en très grand nombre dans les pléopodes des femelles ; leur conduit passe à l'intérieur des soies non plumeuses des endopodites, ce qui explique la fixation des œufs uniquement sur ces soies. La sécrétion est associée à la ponte de l'animal et non à la mue. L'auteur généralise ce mode de fixation à tous les Crustacés Décapodes.



FIG. 42. — Fixation des œufs aux soies des endopodites.
s : soies ; ch : chorion ; p : pédoncule. — Exosquelette d'une ponte. — c : coque ; p : pédoncule.

VEILLET (1945) constatant que chez *Carcinus maenas* les œufs sont fixés uniquement sur les soies des endopodites des pléopodes, suppose, suivant en cela l'opinion de YONGE, que le ciment qui entoure les œufs est sécrété par des glandes qui débouchent dans les soies lisses des endopodites.

Voici ce que j'ai moi-même observé chez *Carcinus maenas* (fig. 42) : les œufs sont enveloppés dans deux membranes : le chorion, externe, et la membrane périvitelline qui entoure directement le vitellus. Les soies des endopodites, longues et fines, n'empalent pas les œufs. Elles s'impriment simplement sur eux, ainsi que j'ai pu l'observer au microscope, en réalisant un éclairage indirect ; la membrane externe de l'œuf est

« enfoncée » à l'endroit où la soie s'applique sur elle. Il se forme une sorte de rainure dans laquelle se loge la soie. Le fait qu'à ce niveau il existe une réaction particulière, mécanique ou chimique, entre la soie et la membrane de l'œuf, n'est pas impossible à concevoir. Cette membrane s'étire en un pédoncule qui longe la soie et qui, finalement, s'enroule autour d'elle.

Quand les zoés éclosent, elles s'échappent des coques formées par le chorion. Ces coques restent fixées pendant quelques jours aux pléopodes, puis elles sont expulsées à leur tour. On récolte alors des grappes de coques qui se sont dégagées de la soie : c'est « l'exosquelette » de la ponte ; chaque coque s'est ouverte suivant une fente circulaire.

b) Fixation des œufs chez les animaux privés de pédoncules oculaires.

Si nous acceptons la sécrétion d'un ciment de la part des glandes cémentaires des pléopodes, la fixation de quelques œufs aux endopodites des femelles prépubères privées de pédoncules oculaires semble prouver :

— que cette sécrétion ne nécessite pas la réalisation complète des caractères morphologiques externes de l'état adulte (soies pubérales des endopodites) ;

— que le pédoncule oculaire agit sur le fonctionnement des glandes, soit directement par une substance inhibitrice, soit indirectement en provoquant la ponte.

LLOYD et YONGE (1940) ont montré que chez *Homarus vulgaris* les glandes cémentaires n'existaient pas en période de repos sexuel. Mais dès que la femelle atteint la maturité génitale, l'ovaire se développe rapidement, l'animal mue et les soies qui portent les œufs apparaissent en même temps que les glandes cémentaires. La femelle pond. Après l'éclosion une nouvelle mue se produit, les soies diminuent de taille et les glandes cémentaires disparaissent. Le même cycle recommence pendant toute la période d'activité génitale. Soies et glandes cémentaires sont dans ce cas si intimement liées qu'elles peuvent être considérées comme un seul caractère sexuel. Les auteurs remarquent d'autre part que ce caractère est certainement contrôlé par une hormone ovarienne.

CALLAN (1940) a démontré que les soies lisses et les glandes cémentaires ne se forment pas chez les *Leander* femelles quand elles sont castrées aux rayons X ou parasitées par un Bopyrien.

Plus récemment, STEPHENS (1952) étudie le développement des glandes cémentaires situées dans les pléopodes des Écrevisses *Cambarus*

rusticus et *Cambarus virilis*, privées de pédoncules oculaires. Tous les *Cambarus virilis* sont impubères au moment de l'opération et montrent un arrêt du développement de leurs glandes après l'ablation. Au contraire, les *Cambarus rusticus* étant sexuellement mûrs, accusent tous, après l'opération, un accroissement du taux de développement de ces glandes. Bien qu'alors une corrélation entre le développement des glandes cémentaires et l'état de l'ovaire soit assez nette, STEPHENS s'appuie sur quelques cas aberrants où le développement des deux phénomènes est indirectement proportionnel pour conclure à une indépendance entre le développement des glandes et l'action d'une hormone ovarienne.

Chez *Carcinus maenas*, il paraît difficile de nier l'évidence d'une corrélation entre la ponte et la sécrétion du ciment fixateur.

<i>Carcinus maenas</i> ♀	Aspect morphologique	État génital	Oeufs
indemnes	adultes	ovaires mûrs ponte	fixation
sans pédoncules	adultes	ovaires mûrs ponte	fixation
sans pédoncules	prépubères	ovaires mûrs ponte	fixation

Puisque quelques œufs se fixent aux pléopodes des animaux impubères privés de pédoncules oculaires, c'est que les glandes cémentaires fonctionnent. Sans faire appel à une hormone ovarienne agissant directement sur elles, il se peut que, la ponte étant provoquée, un phénomène réflexe déclenche en même temps la sécrétion du ciment fixateur.

De toute façon, la fixation des œufs aux soies des endopodites serait un caractère sexuel lié au développement des ovaires et non à la présence des caractères sexuels externes de la puberté.

3. — Y a-t-il déclenchement de la croissance ovarienne ou activation d'un phénomène latent ?

PANOUSE affirme que chez *Leander serratus* « ... la disparition totale de l'hormone pédonculaire du sang de l'animal n'entraîne de modifications véritablement sexuelles que si l'organisme est parvenu à un stade de son développement qui permette la fonction de reproduction ».

Chez *Carcinus maenas*, des femelles qui n'ont pas atteint l'état adulte

du point de vue morphologique ont perdu. L'ablation des pédoncules oculaires a donc bien pour conséquences inéluctables des modifications sexuelles sur un organisme qui n'a pas atteint le stade de son développement correspondant à la fonction normale de reproduction.

On pourra objecter que les individus parvenus au stade prépubère peuvent déjà présenter, à cette étape physiologique de leur existence, un état de développement latent des glandes génitales, état de développement qui serait activé par la suppression des pédoncules oculaires. C'est la raison pour laquelle j'ai poursuivi les expériences d'ablation des pédoncules oculaires sur des femelles juvéniles.

b) Femelles juvéniles. — Longueur céphalothoracique : 16 à 18 mm. (Tableau XXIX, p. 483).

3 femelles qui se trouvent au stade d'intermue A2 ou B sont opérées le 8 avril 1952. D'après leur taille, elles doivent effectuer une mue avant d'effectuer la mue de puberté. Elles se trouvent au stade précédent le stade prépubère.

Résultats : un peu moins d'un mois après l'ablation, les animaux muent et atteignent une longueur comprise entre 22 et 25 mm. Leur teinte passe du vert au rouge-mauve. Les aires génitales, cardiaque et stomacale en particulier, accusent cette coloration. Les femelles obtenues ne s'accouplent pas, la mue qu'elles ont subie est bien la mue qui précède la puberté.

Un animal (4 *b*) meurt 26 jours après la mue. Les ovaires sont énormes, jaunes, bourrés d'ovules très bien formés.

Un autre individu (5 *b*) pond 39 jours après la mue qui suit l'ablation des pédoncules oculaires. L'abdomen s'est décroché. Les œufs sont en grande partie collés, en une plaque, au fond du récipient d'élevage. Quelques-uns, toutefois, sont fixés aux pléopodes juvéniles. L'animal meurt 21 jours après la ponte.

Le troisième individu (3 *b*) pond 5 mois et 3 jours après la mue post-opératoire.

Longueur céphalothoracique : 12 à 14 mm. — 2 femelles sont opérées au cours de l'étape A2 ou B de leur intermue.

Résultats : 19 à 24 jours après l'opération, on observe la première mue de ces animaux. Ils atteignent alors 18 mm et sont toujours juvéniles. L'un d'eux, qui reste 4 mois sans muer, présente des ovaires très développés, jaune d'or.

Longueur céphalothoracique : 10 à 12 mm. (Tableau XXX, p. 484). 6 femelles opérées sont élevées en même temps que 6 témoins.

Résultats : les opérés muent 7 ou 8 jours après l'ablation puis ils subissent une intermue au cours de laquelle on assiste au développement ovarien. Les témoins muent régulièrement.

11 jours après la mue, les opérés (97) présentent des ovaires plus importants que les témoins (71). Ils sont plus volumineux et l'on y voit quelques granules blanchâtres, sans doute des ovocytes en évolution (fig. 43).

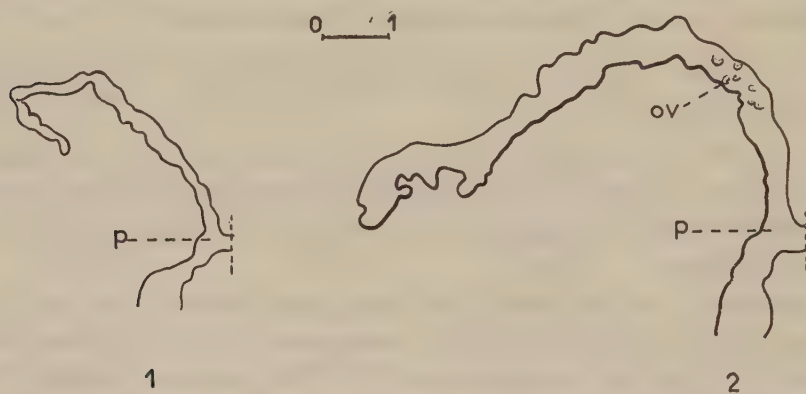


FIG. 43. — 1 = ovaire gauche d'un *Carcinus* de 13,6 mm (témoin n° 71).
2 = ovaire gauche d'un *Carcinus* de 13,0 mm (opéré n° 97).
p : pont ovarien ; ov : ovule en évolution.

Un mois après la mue, les opérés (Z) ont des ovaires granuleux. Ceux des témoins sont beaucoup moins importants (66) (fig. 44).

2 mois et 20 jours après la mue, les opérés (79, 80) ont des ovaires très développés. L'un d'eux qui mesure 11,9 mm présente des œufs bien formés.

CONCLUSION — DISCUSSION.

1. — Un fait est établi. Quel que soit l'âge du Crabe, et parfois même à un stade très éloigné de la puberté, l'ablation des pédoncules oculaires peut déclencher le développement ovarien.

2. — Les animaux très jeunes privés de pédoncules oculaires ne muent pas toujours plus rapidement que les témoins, contrairement à de nombreuses observations faites sur le rôle joué par les pédoncules oculaires sur la fréquence des mues (MEGUSAR, 1912 ; R. K. et A. A. ABRA-MOWITZ, 1938-1940 ; BROWN et CUNNINGHAM, 1939 ; DRACH, 1944).

Il arrive souvent, comme c'est le cas dans notre dernière expérience, qu'après une mue post-opératoire le processus soit bloqué et paraisse l'être au profit d'un développement des gonades. Ce résultat serait à rapprocher du récent travail de CARLISLE (1954 a) sur « l'inhibition hormonale de la mue chez les Crustacés Décapodes ». Cet auteur vient en effet de montrer que, durant la période de mue, le pédoncule oculaire n'a aucune influence inhibitrice sur la mue de *Carcinus maenas*. Cependant nous ne pouvons pas conclure aussi catégoriquement, car dans d'autres expériences réalisées à Sète, précisément pendant la période



FIG. 44. — 1 = ovaire gauche d'un *Carcinus* de 20,0 mm (témoin n° 66).
2 = ovaire gauche d'un *Carcinus* de 15,3 mm (opéré n° Z).
bt : bourgeons transparents ; g : granules ; p : pont ovarien.

de l'année où les mues sont très nombreuses, nous avons obtenu des mues accélérées (p. 412).

Nos résultats sont différents de ceux de PANOUSE. Il a opéré de jeunes *Leander serratus* et il a constaté que les animaux muaient plus rapidement que les témoins (5 mues chez les opérés et 4 chez les témoins). Les organes femelles des opérés sont un peu plus développés que ceux des témoins mais « en tous cas, la croissance de leur ovaire n'a rien de comparable avec celle des animaux prêts à pondre ». Il en conclut que l'ablation des pédoncules oculaires n'a pas pour effet spécifique de provoquer un accroissement des gonades. L'hormone pédonculaire aurait plutôt une action antiauxinique.

Chez *Carcinus maenas* la spécificité de l'hormone est plus apparente puisque sa disparition du sang de l'animal se traduit par une croissance

génitale, même chez un individu qui n'est pas parvenu à un stade de son développement permettant la fonction de reproduction.

Je ne crois pas que la croissance ovarienne et la mue soient inhibées toutes deux par le même principe. La disparition de ce principe chez *Carcinus maenas* entraîne un développement de l'un des phénomènes et une inhibition ou un ralentissement de l'autre.

CARLISLE (1953 c) est d'ailleurs de cet avis dans son étude sur l'activité ovarienne de *Lysmata seticaudata* RISSO : chez cet animal, la période de croissance ovarienne coïncide avec la période de l'année où l'on observe le moins grand nombre de mues.

REMARQUE. — EFFETS DE L'ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR LA FRÉQUENCE DE LA PONTE. — Les élevages successifs que j'ai pu réaliser au cours de ce travail m'ont conduit à des observations tout à fait nouvelles à ma connaissance chez le Crabe *Carcinus maenas*. J'y consacrerai un court paragraphe. R. LENEL ayant remarqué les mêmes phénomènes dans ses élevages, a bien voulu grouper ses résultats avec les miens.

Faits observés. — Des Crabes femelles, soit adultes, soit prépubères, ont présenté, après ablation des pédoncules oculaires, des pontes renouvelées, pontes qui se sont succédées à un rythme relativement rapide. Le tableau XXXI, p. 485, rassemble quelques cas intéressants.

Nous voyons que parmi ces 8 femelles opérées, 3 ont pondu trois fois de suite et 5 autres deux fois de suite. Que l'animal mue ou ne mue pas après l'opération, le résultat est le même. Lors de la dissection, tous ces animaux présentent des ovaires en nouvelle période de développement. D'autres *Carcinus* qui ont pondu une fois après l'opération, ont également des ovaires en pleine maturation lors de leur dissection, moins de 15 jours après cette ponte.

On peut compter 40 à 46 jours entre la première et la deuxième ponte ; 50 à 60 jours entre la seconde et la troisième ponte.

Discussion. — Il existe au cours de la vie de la plupart des Crustacés, notamment chez les Isopodes et les Amphipodes, une période nette réservée à la ponte. Durant cette période, les ovaires subissent des maturations successives, sans interruption, si ce n'est celle nécessaire à la réalisation d'une mue. Nous assistons alors au synchronisme tant de fois signalé : mue-accouplement-ponte. Pendant l'incubation, on assiste à une nouvelle activité des ovaires et le cycle recommence.

Chez les Décapodes Brachyours, le fait n'est pas connu ; nous avons

vu que des femelles de *Carcinus maenas* indemnes, conservées en élevage et y effectuant la mue de puberté (Tableau I, p. 453), ont pondu une seule fois.

L'ablation des pédoncules oculaires permet donc l'établissement d'un fonctionnement cyclique de l'ovaire, comme chez les Isopodes ou les Décapodes Macroures (*Leander serratus*) mais ici la ponte n'est pas suivie par la mue de l'animal.

— On pourra objecter que les dates des troisièmes pontes coïncident avec la période normale de reproduction. C'est exact, mais les deux précédentes pontes se sont produites entre les mois de juillet et de septembre, période durant laquelle les *Carcinus* ovigères sont excessivement rares dans la nature. D'ailleurs, aucun témoin n'a présenté à cette époque de tels phénomènes.

— Cette observation fournit un argument de plus à la thèse que nous avons émise précédemment et selon laquelle il existerait une hormone sécrétée dans le pédoncule oculaire, hormone inhibitrice du fonctionnement ovarien et distincte de l'hormone inhibitrice de la mue.

— Chez les femelles adultes opérées, les œufs de la deuxième et ceux de la troisième ponte sont fécondés bien que les animaux ne se soient pas accouplés entre les pontes successives (l'accouplement ne peut pas avoir lieu car les femelles ne muent pas). Ceci vérifie l'hypothèse dégagée par BROEKHUYSEN (1936) de l'observation des faits qui se passent dans la nature et selon laquelle un seul accouplement permet la fécondation de plusieurs pontes.

D'autre part, le fait que la fécondation puisse se faire prouve que nous sommes en présence d'un développement normal des ovules des glandes génitales et que nous avons affaire à des pontes normales.

2. — INDIVIDUS MÂLES.

L'ablation des pédoncules oculaires chez les mâles entraîne une maturation précoce des glandes génitales.

Avant d'en entreprendre l'étude expérimentale, il convient de donner quelques renseignements sur le développement normal des testicules du Crabe enragé.

DÉVELOPPEMENT NORMAL DES ORGANES GÉNITAUX INTERNES (fig. 45).

— La dissection de nombreux individus montre que les testicules sont trans-

parents et filiformes jusqu'à une longueur céphalothoracique de l'animal d'environ 21 mm. A partir de cette taille, leur volume augmente légèrement. Plusieurs zones blanches se forment. Elles correspondent à des amas de spermatozoïdes. Les canaux déférents se gonflent. Il est à peu près certain que, dès cette maturité génitale atteinte, le mâle tente de s'accoupler.



FIG. 45. — Appareil génital mâle du Crabe *Carcinus maenas*.

1 = partie droite de l'appareil génital d'un mâle de 13,2 mm.

2 = partie droite de l'appareil génital d'un mâle de 14,1 mm.

3 = partie droite de l'appareil génital d'un mâle de 20,5 mm.

t : testicule ; pt : pont testiculaire ; cd : canaux déférents ; tt : testicule transparent ; zb : zone blanche à spermatozoïdes ; zo : zone opaque à spermatophores.

ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES.

a) Animaux parvenant à la taille adulte après l'ablation.

Matériel : plusieurs séries d'ablations ont dû être réalisées car les mâles sont moins résistants que les femelles à l'opération.

Le tableau XXXII, p. 486 donne les résultats d'une première série d'animaux opérés en avril et en mai 1952.

Résultats. — *Mortalité* : elle est plus importante que chez les femelles. Sur 13 animaux opérés, 4 meurent un mois, ou plus d'un mois après l'ablation. L'approche de la mue paraît en être la cause. La mortalité correspond au 1/3 des animaux opérés.

Mue : 7 animaux subissent une mue et meurent 7 à 30 jours après. Peu d'individus parviennent à muer deux fois. Cependant les conditions d'expériences sont les mêmes que celles qui permettent d'obtenir généralement quatre à cinq mues chez les femelles.

Coloration : les mâles sont à ce point de vue, soumis aux mêmes effets que les femelles. Il y a tout d'abord un effet direct et rapide sur les chromatophores et qui consiste en une concentration des mélanophores et en une dispersion des pigments rouges. Puis, à la mue qui suit l'opération l'animal devient beaucoup plus clair, généralement jaune uni. A l'approche de la mue suivante, il rougit fortement. Quelques-uns présentent, comme c'est le cas chez les femelles, des dents céphalothoraciques et des pinces violettes.

Action sur les testicules.

J'ai examiné les organes génitaux internes, soit à la suite de la mort naturelle de certains individus, soit en les disséquant environ trois jours après une mue.

Les animaux qui ont de 17 à 22 mm de long présentent des testicules hypertrophiés par rapport aux testicules des témoins de même taille (fig. 46). Ils sont blanchâtres et les canaux déférents eux-mêmes sont excessivement gonflés et occupent toute la cavité située de chaque côté de l'intestin.

Le résultat frappant est donc un développement excessif du tractus génital mâle chez les animaux qui parviennent à la taille adulte après ablation des pédoncules oculaires.

Chez le mâle, il n'existe pas, au cours de l'année, de période de maturation génitale très définie comme c'est le cas, par exemple, chez la femelle qui pond en hiver, surtout en Méditerranée ; aussi l'ablation des pédoncules oculaires n'entraîne-t-elle pas ici un développement génital à une époque de l'année où, normalement, il ne se produit pas. Elle entraîne simplement un développement excessif des gonades.

J'ai néanmoins tenté les expériences sur des animaux plus jeunes afin de voir si l'on obtient un déclenchement de la maturité génitale, quel que soit le stade de développement de l'animal.

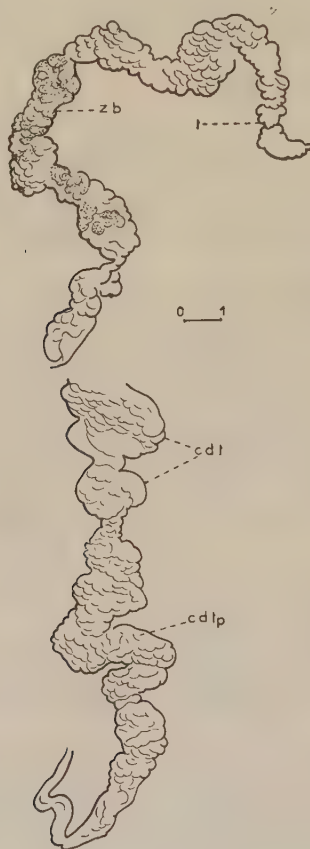


FIG. 46. — Partie droite de l'appareil génital hypertrophié d'un mâle de taille adulte (19,8 mm) sacrifié un mois après une mue suivant l'ablation des pédoncules oculaires.

t : testicule ; zb : zone blanche à spermatozoïdes ; cdt : canaux déférents translucides ; cdtp : canaux déférents transparents.

b) Animaux immatures.

Matériel : une quinzaine de jeunes *Carcinus* sont groupés en deux lots : un lot de 8 opérés et un lot de 6 témoins. L'ablation des pédoncules oculaires a lieu le 23 septembre 1952. Les animaux ont de 12 à 14 mm de long. J'ai groupé les résultats dans le tableau XXXIII, p. 487.

Résultats. — Bien que la détermination du stade d'intermue soit

délicate à faire chez ces jeunes animaux, il est à peu près certain que tous se trouvent à un stade antérieur au stade D.

— Après un mois d'élevage, un animal sur les huit opérés a mué une fois, alors que tous les témoins ont mué.

— Témoins et opérés survivants sont disséqués au bout d'un mois et 28 jours d'élevage. Le résultat est le même que celui que nous avons



FIG. 47. — Appareil génital mâle un mois après l'ablation des pédoncules oculaires chez des individus juvéniles.

1 = testicule visible chez un mâle de 12 mm.

2 = appareil génital développé chez un mâle de 13,3 mm.

3 = appareil génital à testicule mûr chez un mâle de 13,8 mm.

4 = " " " et très développé chez un mâle de 17,4 mm.

t : testicule ; pt : pont testiculaire ; cd : canaux déférents ; tt : testicule transparent ; zb : zone blanche à spermatozoïdes ; cdb : canaux déférents blancs à spermatophores.

obtenu en avril. Les opérés qui ont conservé la taille de départ des expériences, c'est-à-dire 12 à 14 mm, ou ceux qui, après une mue post-opératoire ont atteint cette taille (54 v) présentent des testicules plus volumineux que ceux des témoins (fig. 47). Ils sont visibles à l'œil nu, transparents ou blanchâtres. Parfois, leur volume est plus important que celui des testicules de Crabes indemnes de taille supérieure.

Des frottis sur lames fixés au Bouin et colorés au Vert lumière révèlent des spermatozoïdes dans les zones blanches observées.

— Ainsi, par ablation des pédoncules oculaires, on peut provoquer la maturité des glandes génitales chez les jeunes mâles.

Conclusion — Discussion.

1. — Le pédoncule oculaire de *Carcinus maenas* joue, avant comme après la puberté, un rôle inhibiteur de la croissance et de la maturation des testicules, rôle en tous points analogue à celui qu'il exerce sur les ovaires chez la femelle.

Récemment, CARLISLE (1954 b) a étendu ces recherches aux mâles de *Lysmata seticaudata* RISSO. Les résultats sont tout à fait différents des miens puisqu'il ne remarque aucun effet sur le poids des testicules de l'animal opéré : ici donc, aucune évidence d'un semblable rôle inhibiteur du pédoncule oculaire. Comment expliquer ces divergences ? Simplement, je pense, en se pénétrant de l'idée que *Carcinus maenas* et *Lysmata seticaudata* appartiennent, l'un aux Brachyours, l'autre aux Hyppolitidae, bien que tous deux soient des Décapodes. Il ne faut pas oublier que le groupe des Brachyours est fort spécialisé. Comme le dit CARLISLE lui-même (communication écrite), il devient de plus en plus évident qu'il existe une différence appréciable entre l'endocrinologie des Brachyours et celle des autres groupes de Décapodes. On peut facilement soutenir cette hypothèse lorsqu'on s'aperçoit que chez les Brachyours eux-mêmes, des animaux de genres différents ne réagissent pas de la même façon à des expériences identiques : *Carcinus maenas* pond après l'ablation des pédoncules oculaires ; chez *Pachygrapsus marmoratus*, on n'observe pas de ponte (CORNUBERT, 1954 a).

2. — L'élevage de jeunes *Carcinus* mâles me conduit aux remarques déjà faites sur les jeunes femelles. L'ablation des pédoncules oculaires n'entraîne pas nécessairement une rapide augmentation du taux des mues. Il se produit au contraire, parfois, un arrêt du phénomène de la mue.

3. — J'ai obtenu un développement génital anticipé chez les mâles. Mais il est difficile ici de parler de dissociation entre développement génital d'une part et apparition de caractères sexuels externes d'autre part. Les caractères sexuels externes du mâle se différencient en effet graduellement au cours de mues successives et il n'existe pas de caractères morphologiques liés à la maturité sexuelle. Seul, l'accouplement de l'animal pourrait être considéré comme un caractère sexuel qui apparaît au moment de la maturité génitale. J'étudierai la corrélation de ces deux phénomènes au cours du paragraphe B.

RÉSUMÉ.

Par ablation des pédoncules oculaires, je suis parvenue à provoquer un développement et une maturation des gonades de *Carcinus maenas* sans distinction d'âge ni de sexes.

Ce résultat est particulièrement intéressant dans le cas des femelles. Il est possible d'obtenir une maturation des ovaires, et parfois la ponte, avant la mue de puberté des animaux. La relation mue-ponte se transforme en une relation ponte-mue. Il y a inversion des deux phénomènes. Le développement ovarien se fait sans que les caractères sexuels externes somatiques, normalement liés à la maturité génitale, soient présents. Un caractère cependant, la sécrétion du ciment nécessaire à la fixation des œufs, semble lié à la ponte.

B. — Action sur le développement des caractères sexuels externes.

Il n'a été question jusqu'ici que du rôle joué par les pédoncules oculaires dans le développement et la maturation des gonades. J'étudierai maintenant les effets de l'ablation des pédoncules sur le développement des caractères sexuels externes et principalement sur celui des caractères qui apparaissent à la puberté.

Travaux antérieurs.

Les travaux antérieurs sont peu nombreux, pour ainsi dire inexistant.

SCUDAMORE, en 1942, étudie les facteurs agissant sur la mue et le cycle sexuel de l'Écrevisse américaine *Cambarus*. Il s'intéresse en par-

ticulier au rôle joué par la glande du sinus sur les caractères sexuels secondaires du mâle.

Une transformation morphologique affecte en effet la première paire de pléopodes chez le mâle adulte : à une certaine époque de l'année elle se transforme en gonopodes fonctionnels qui permettent l'accouplement. Cette transformation se réalise uniquement à la mue d'été.

Au cours de la vie d'un mâle on peut alors distinguer :

- une forme à pléopodes juvéniles ;
- une forme à pléopodes adultes, sujette à transformation.

Cette transformation est la suivante :

- la forme I passe à la forme II à la mue de printemps ;
- la forme II passe à la forme I à la mue d'été (la forme I étant celle des gonopodes qui permettent l'accouplement).

Par l'ablation des glandes du sinus, SCUDAMORE réussit à provoquer une mue d'hiver, inexistante normalement, et il observe le passage de la forme I à la forme II mais jamais le passage de la forme II à la forme I fonctionnelle.

SCUDAMORE conclut, ou tout au moins suppose, qu'une hormone sexuelle mâle sécrétée par les testicules ou par tout autre tissu du corps est responsable, à la mue d'été, du passage des pléopodes à la forme fonctionnelle. A ce moment-là en effet, on peut observer une forte activité testiculaire. Cependant il n'existe aucune preuve histologique de l'existence de cellules sécrétrices dans les testicules.

Au moment où j'entreprends la rédaction de ce travail, CARLISLE (1953 c) présente une note qui fait partie d'une étude suivie de l'endocrinologie de *Lyismata seticaudata* Risso. Il donne les résultats de l'ablation des pédoncules oculaires sur le taux de changement de sexe de l'animal.

On sait que *Lyismata seticaudata* passe du sexe mâle au sexe femelle à une certaine époque de son existence par une mue critique. Tous les caractères sexuels morphologiques mâles disparaissent pour prendre l'aspect des caractères femelles. D'après DOHRN (1950), ce n'est pas l'état des gonades qui déterminerait le changement de sexe chez l'animal indemne. Elles présentent cependant, à ce moment critique, des stades de transition. Mais les ovaires commencent à se développer longtemps avant que l'animal ait fini de fonctionner en tant que mâle et les testicules sont encore en spermatogenèse alors que l'animal devenu femelle a déjà pondu.

Cependant, le changement de sexe est toujours accompagné d'un fort développement de l'ovaire.

L'ablation des pédoncules oculaires provoque une augmentation de la croissance ovarienne ainsi qu'une augmentation du taux de changement du sexe. L'injection d'extraits de pédoncules inhibe la croissance ovarienne et abaisse le pourcentage de changement de sexe. CARLISLE suggère alors, non pas que la glande génitale agit directement sur les caractères sexuels externes, mais que l'inhibition des changements de sexe chez l'animal indemne est produite par l'hormone qui inhibe aussi la croissance ovarienne. Elle serait sécrétée par la portion ganglionnaire de l'organe X, emmagasinée dans la glande du sinus et, de là, déversée dans le sang.

J'ai déjà cité STEPHENS qui, en 1952, étudie le rôle joué par les pédoncules oculaires sur le développement des glandes cémentaires. D'après lui, la glande du sinus jouerait un rôle inhibiteur du développement des glandes chez les animaux sexuellement mûrs et en même temps élaborerait une substance nécessaire à leur développement chez les animaux impubères.

Travaux personnels.

C'est au cours d'une des expériences réalisées précédemment (p. 390) et dont je reparlerai, que je me suis aperçue d'une influence des pédoncules oculaires sur l'apparition de certains caractères sexuels externes.

Les ablations ont porté sur des animaux des deux sexes.

Dans trois paragraphes successifs, j'exposerai les résultats obtenus chez les femelles opérées au stade juvénile, au stade prépubère et au stade adulte.

Un très court exposé sera consacré aux résultats des expériences concernant les individus mâles.

1. — INDIVIDUS FEMELLES.

a) Femelles juvéniles.

MATÉRIEL. — 10 femelles d'une longueur céphalothoracique comprise entre 10 et 13 mm sont privées de leurs pédoncules oculaires le 8 août 1951. Elles sont élevées en eau courante jusqu'à la fin d'octobre

et nourries régulièrement. Les exuvies sont récoltées quotidiennement, conservées dans l'alcool et mesurées.

RÉSULTATS. — Le tableau XXXIV, p. 488 résume les résultats obtenus.

Mortalité : la mortalité opératoire et post-opératoire est nulle. Je partage l'opinion de A. A. et R. K. ABRAMOWITZ (1938) selon laquelle, si les animaux sont bien nourris, ils peuvent survivre plusieurs mois à l'opération. Après la découverte d'un raccourcissement des intermues consécutif à l'ablation des pédoncules oculaires, de nombreux auteurs, BROWN (1938), BROWN et CUNNINGHAM (1939), A. A. et R. K. ABRAMOWITZ (1939), SMITH (1940) ont remarqué l'effet létal de cette ablation. Celle-ci raccourcit la vie de l'individu et l'implantation de glandes du sinus prolonge la survie des opérés.

Pour certains, la mortalité serait due à des accidents beaucoup plus nombreux, lors de l'exuviation, chez les opérés que chez les témoins. Pour d'autres, les pédoncules oculaires ne seraient nullement indispensables à la survie des animaux (A. A. et R. K. ABRAMOWITZ, 1938). C'est DRACH qui, en 1949, fournit l'interprétation la plus sage. « L'effet de longévité est absolument certain mais il ne faut pas interpréter « cet effet » comme une fonction particulière de la glande du sinus, mais simplement comme un indice des troubles profonds que son absence provoque dans le métabolisme. »

A mon avis, les différences dans les résultats proviennent des espèces différentes mises en expériences et surtout des conditions d'élevage plus ou moins favorables.

Les *Carcinus maenas* opérés supportent très bien le phénomène de la mue.

Mue : 8 animaux sur 10 muent très régulièrement. Un seul ne mue pas, un autre le fait très tardivement alors que la majorité des individus en expérience ont déjà effectué deux mues successives. Sur ces 10 femelles, j'obtiens :

- 2 jours après l'opération : 2 mues.
- 3 » » » : 1 mue supplémentaire.
- 4 » » » : 1 mue supplémentaire.
- 6 » » » : 1 mue supplémentaire.

En 6 jours, la moitié des opérés a mué. Je ne m'attarderai pas sur ce sujet qui n'est pas celui qui nous intéresse, mais ainsi qu'on l'a souvent

remarqué (MEGUSAR, 1912 ; A. A. et R. K. ABRAMOWITZ, 1938-1939 ; PANOUSE, 1946), l'incidence de la première mue post-opératoire a lieu plus tôt chez les opérés que chez les témoins. J'ai vérifié ce fait en élevant un nombre plus important de *Carcinus maenas* au cours d'autres expériences.

Dans le cas présent, je n'ai pas pu suivre de témoins avec succès. Bien qu'étant nourris régulièrement, ils se sont mangés entre eux et la plupart des comparaisons que j'établirai au cours de cette étude sont relatives à des animaux indemnes mis en élevage à une date ultérieure.

Après cette première mue post-opératoire, les opérés ont subi deux, trois et parfois quatre mues successives. Jusqu'ici, on n'avait obtenu chez les Crabes privés de leurs pédoncules, qu'une seule mue post-opératoire (A. A. et R. K. ABRAMOWITZ, 1938-1940). En 1940 cependant, ces auteurs observent trois *Uca pugilator* qui muent deux fois. Ils nous donnent quelques renseignements sur la longueur d'une intermue chez de tels animaux opérés. Pourquoi le Crabe utilisé par ces auteurs ne mue-t-il pas plus souvent ? Peut-être la différence de genre entre *Uca* et *Carcinus* en est-elle la cause ? Je crois néanmoins qu'il faut plutôt la chercher dans la taille des animaux opérés. ABRAMOWITZ a travaillé sur des individus de toutes tailles, mais elles sont toujours supérieures à celles de nos *Carcinus*. Or, plus les Crabes sont petits, plus ils muent rapidement. Les expériences reprises sur des *Carcinus* plus âgés confirment les résultats d'ABRAMOWITZ quoique dans notre cas, si les opérés ne muent qu'une fois, c'est parce que la mue semble bloquée par la ponte.

Intermue : Je n'ai nullement l'intention d'apporter ici des faits nouveaux. Le raccourcissement de la durée d'intermue des animaux opérés est connu depuis longtemps. Les travaux de MEGUSAR (1912) provoquent de 1938 à 1940 une série de publications sur ce sujet. Cependant, les différents auteurs ne s'intéressent qu'à l'incidence de la première mue post-opératoire et ne déterminent pas le taux de raccourcissement d'une intermue.

Chez les Crabes, les résultats se bornent, à ma connaissance, à ceux d'ABRAMOWITZ et ils sont minimales : 3 *Uca* ont mué deux fois ; la seconde mue a eu lieu 21 à 26 jours après la première. En 1948, BAUCHAU ne s'intéresse, lui aussi, qu'aux variations des intervalles ablation-mue.

Je ne veux pas essayer de comparer les intermues de *Carcinus maenas*

à celles d'*Uca pugilator*. De nombreux facteurs externes : température, taille des opérés, lumière, influent énormément sur les délais d'intermue. Les quelques chiffres que je donne pourront cependant être utiles à quelque chercheur qui, travaillant à Roscoff, désirerait connaître approximativement la durée d'intermue chez les *Carcinus* opérés.

— Chez des individus de 11 mm de longueur moyenne, j'ai observé entre la première mue qui suit l'opération et la seconde mue, une durée moyenne de 17 jours en août.

— Entre la mue qui fait passer l'animal d'une longueur moyenne de 13,5 mm à une longueur de 18 mm, j'ai observé 18,7 jours s'il s'agit d'une première intermue post-opératoire et 24 jours s'il s'agit déjà d'une seconde intermue.

Les témoins observés à la même époque demandent un mois pour subir une intermue.

Taux de croissance :

Travaux antérieurs.

1. — *Animaux opérés.* — SCUDAMORE (1947) est le premier auteur qui se soit intéressé au taux d'accroissement des opérés au moment de la mue. A la mue post-opératoire, il constate un taux de croissance linéaire de 5,6 % chez le Macroüre *Cambarus*, tandis qu'il est de 1,8 % chez les témoins qui muent au printemps. Cependant, TACH (1941) signale, pour la même espèce, des taux allant de 10 à 30 % pour les mues d'été.

DRACH tente en 1944 de préciser la question sur une autre espèce, *Leander serratus*. Mais comme c'est le cas d'ailleurs pour les durées d'intermue, les résultats dépendent fortement de la taille des animaux et des conditions d'élevage. De plus, les taux de croissance des *Leander* sont variables et très faibles. Toutefois, en comparant des individus de même taille, DRACH signale un taux moyen de 4,7 % pour 10 témoins, et de 6,9 % pour 10 opérés. L'écart s'annule dès la seconde mue post-opératoire et le taux des opérés tombe à 3,1 %.

BAUCHAU (1948 b) donne quelques chiffres concernant *Eriocheir sinensis* mais ne se préoccupe que de l'effet obtenu sur l'accroissement de l'animal après une mue accélérée par l'ablation des glandes sinusaires. Le taux de croissance est trois à quatre fois plus important que celui des animaux normaux. A ma connaissance, aucun travail n'a été fait chez *Carcinus*

maenas. Je donnerai alors quelques chiffres observés au cours de mes élevages. Ils sont peu nombreux et une étude statistique serait à entreprendre. Mais les renseignements que nous possédons sur d'autres Crabes ne sont pas plus importants.

2. — *Animaux indemnes*. — L'important travail de DRACH (1939) rassemble les données connues qui proviennent de mesures faites sur des animaux élevés en aquarium.

Citons rapidement les taux donnés par BROOK et WADDINGTON (1884) qui oscillent entre 20 et 33 %. Ceux de SHEN (1935) sont compris entre 30 et 35 %. BROECKHUYSSEN (1936) réunit ses chiffres à ceux de BROOK et WADDINGTON et signale pour les animaux ayant de 2 à 40 mm, un taux de 25 à 33 %. C'est seulement pour des individus de plus de 40 mm qu'une diminution du taux se fait sentir. VEILLET (1945) indique 30 % pour les *Carcinus* de l'Étang de Thau ; ce taux faiblit à partir d'une taille de 40 mm.

Travaux personnels.

D'après les quelques données que j'ai moi-même recueillies (p. 288) au cours des élevages, le taux moyen chez des Crabes de 10 à 33 mm oscille entre 29 et 31 %. Il est indiscutable qu'il existe une très forte variabilité des taux de croissance à l'intérieur même d'une espèce. Cette variabilité est fonction d'un nombre important de facteurs externes tels que température, nourriture, taille des animaux. Cependant, ce rapide aperçu permet de se faire une idée du taux moyen de croissance chez *Carcinus maenas*.

— Chez les animaux opérés, j'ai groupé dans la 4^e colonne du tableau XXXIV les taux de croissance correspondant aux mues successives de chaque animal en expérience.

On peut alors faire les remarques suivantes :

1. — Les simples moyennes arithmétiques des taux, calculées pour les intermues successives, sont les suivantes :

— moyenne des taux de croissance observés après la première mue post-opératoire.....	30,3 %
— moyenne des taux de croissance observés après la seconde mue post-opératoire.....	42,9 %

— moyenne des taux de croissance observés après
la troisième mue post-opératoire..... 40,8 %

Si l'on choisit comme taux de croissance moyen des animaux normaux un taux de 30 %, on peut penser à première vue que le taux moyen des opérés (43 %) n'est pas tellement plus important. Cependant, le Crabe *Eriocheir sinensis* présente un taux linéaire trois à quatre fois plus élevé après une mue post-opératoire : il passe de 6 % à 21 %. Comment expliquer cette différence de résultats ?

Prenons l'exemple simple d'un Crabe dont la taille initiale est représentée par l'unité. Avec un taux de croissance normal de 15 %, il atteindra après une mue une taille de 1,15. Supposons un taux doublé par l'opération, il atteindrait alors une taille de 1,30.

Considérons maintenant un second cas. Le même animal présente un taux normal de 30 %. Après une mue il atteint donc une taille de 1,30. Si après l'ablation des pédoncules oculaires le taux est de 50 % (il ne dépasse pas le double du taux normal), l'animal atteindra une taille de 1,50.

$$\begin{array}{rcl}
 1^{\text{er}} \text{ cas : } 1 & \left\{ \begin{array}{l} 1,15 \\ 1,30 \end{array} \right. & \left\{ \begin{array}{l} 1,520 \\ 2,190 \end{array} \right. \\
 2^{\text{e}} \text{ cas : } 1 & \left\{ \begin{array}{l} 1,30 \\ 1,50 \end{array} \right. & \left\{ \begin{array}{l} 2,190 \\ 3,370 \end{array} \right.
 \end{array}$$

Or, si l'on considère l'augmentation en volume des animaux, nous avons dans le premier cas un passage de 1,520 à 2,190, c'est-à-dire une augmentation de 0,67. Dans le second cas, le volume passe de 2,190 à 3,370 d'où une augmentation de 1,180. L'augmentation de volume est donc beaucoup plus importante dans le second cas que dans le premier puisque l'animal s'accroît de sa taille plus d'une fraction de celle-ci.

Il en est de même chez *Carcinus maenas* opéré qui, bien que présentant une augmentation du taux de croissance linéaire plus faible qu'*Eriocheir sinensis*, croît en fait beaucoup plus que ce dernier. Tout dépend de la valeur initiale du taux de croissance linéaire chez l'animal normal.

2. — Les variations du taux de croissance en fonction du temps écoulé entre l'opération et les mues successives de chaque animal sont les suivantes :

a) — Les taux augmentent d'autant plus que la première mue post-opératoire s'éloigne de la date d'ablation. Le tableau XXXIV *bis*, p. 489

met d'ailleurs ce fait en évidence. BAUCHAU a fait la même remarque chez *Eriocheir sinensis*.

b) — Au cours du premier cycle post-opératoire complet, c'est-à-dire entre la deuxième et la troisième mue, le taux moyen de croissance est nettement supérieur à celui que l'on observe après la première mue post-opératoire.

Moyenne : 42,9 %, limites de variabilité : 36,8 % et 55,7 %.

— Au cours du second cycle post-opératoire, c'est-à-dire entre la troisième et la quatrième mue, l'augmentation du taux tend à diminuer.

Moyenne : 40,8 %, limites de variabilité : 39,3 % et 42 %.

— A la quatrième mue le taux de croissance tend à reprendre sa valeur normale.

DRACH montre chez *Leander serratus* privé de pédoncules oculaires, une augmentation légère des taux de croissance dont l'effet s'annule dès la deuxième mue post-opératoire. Chez *Carcinus maenas* cette augmentation commencerait à diminuer à la troisième mue post-opératoire.

c) — Comme je l'ai dit précédemment, peu d'animaux normaux élevés exactement dans les mêmes conditions ont survécu. Trois seulement ont effectué une première mue en septembre puis une seconde en octobre. Leurs taux de croissance sont plus faibles et leurs délais d'intermue plus longs.

Conclusion. — Le pédoncule oculaire du Crabe enragé exerce une action inhibitrice sur la croissance de l'animal.

Son effet est d'autant plus important que la date d'ablation est plus éloignée de la première mue post-opératoire. Son action est plus importante que chez les autres Brachyours.

Action sur les caractères sexuels externes.

1. — *Caractères sexuels externes de l'abdomen.*

Six des femelles opérées sont parvenues à s'accoupler en élevage lors de leur dernière ou avant-dernière mue, suivant les cas. Cette aptitude à la copulation constitue à mon avis l'essentiel de l'idée de puberté, je l'ai déjà mentionné.

Examen morphologique. — L'examen de l'abdomen des exuvies recueillies et des animaux morts m'a amenée à faire une constatation très curieuse.

— Chez les animaux juvéniles, l'abdomen ne semble pas affecté par l'opération ; il reste en tous points semblable à l'abdomen des animaux juvéniles indemnes.

— Chez les animaux parvenus à l'état adulte, l'abdomen est différent de l'abdomen normal d'une femelle adulte. Il ne possède pas tous les caractères qui, normalement, définissent l'état pubère. Le décrochage seul est apparent. Mais la bordure de soies des différents segments n'est pas développée et la coloration plus intense des tergites est absente. De plus, on ne lui reconnaît pas la forme élargie en auge d'un abdomen de taille adulte. On ne peut s'empêcher de comparer ces femelles à des femelles juvéniles de grande taille. Les pléopodes ont également conservé leur aspect juvénile. Ils ne se sont pas développés et ne se sont pas garnis de longues soies pubérales.

Étude graphique.

a) J'ai établi une courbe montrant l'évolution de l'indice de féminisation R de l'abdomen en fonction de la taille de l'animal (fig. 48). Chaque individu est suivi séparément au cours de ses mues successives.

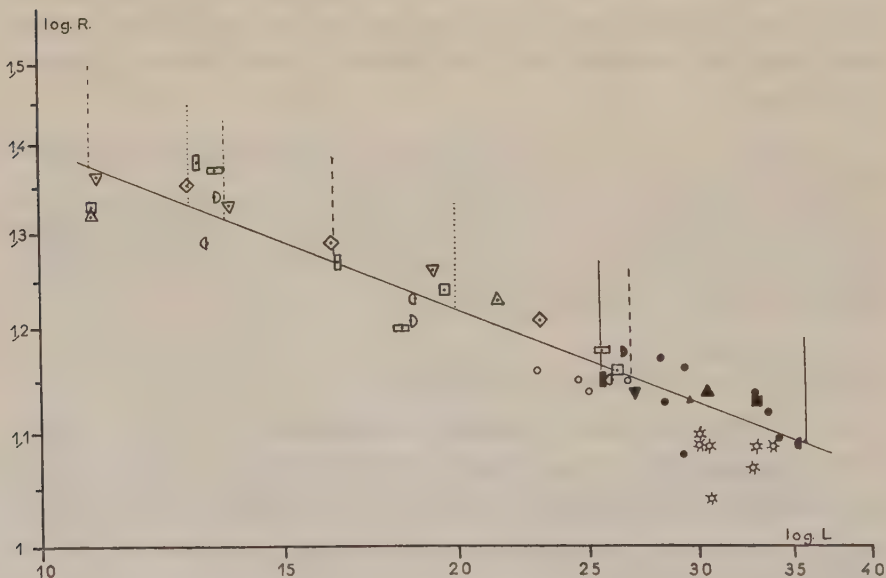


FIG. 48. — Variations du rapport de féminisation de la longueur du 3^e segment abdominal à la longueur du 5^e en fonction de la longueur céphalothoracique chez des individus privés de pédoncules oculaires dès le stade juvénile.

Signes blancs = femelles juvéniles ; signes noirs = femelles adultes.

o = femelles opérées au stade prépubère ; ● = femelles « pubères anormales » ; ■ = femelles pubères normales à soies abdominales.

Certains des faits observés à l'examen macroscopique apparaissent très nettement.

— La féminisation des femelles juvéniles opérées ne subit aucune modification par rapport à celle des femelles juvéniles indemnes (peut-être est-elle toutefois légèrement plus forte).

— Le passage de la phase impubère des animaux opérés à leur phase adulte ne se fait pas de la même façon que chez les animaux indemnes : la courbe ne se décompose pas en deux phases de croissance séparées par une discontinuité comme c'est le cas chez les femelles normales (p. 284).

Les femelles opérées qui viennent d'effectuer leur mue de puberté, ont un rapport moyen de féminisation égal à 1,13. Le segment de droite qui les représente se situe dans le prolongement de celui qui caractérise la féminisation des femelles impubères opérées. Leur taille, très variable, s'échelonne de 25 à 35,5 mm.

b) Comparaison avec une courbe témoin. — Les témoins n'ayant pas vécu au cours de cette expérience, j'ai été contrainte à établir une comparaison avec le graphique 7 *bis*, p. 286. Il a l'avantage de traduire l'évolution de l'indice de féminisation chez des individus indemnes, pris dans les mêmes limites de taille, élevés séparément et suivis jusqu'à la puberté. Malheureusement, il concerne des *Carcinus maenas* de la Manche élevés dans les eaux méditerranéennes. Mais nous avons vu que les conditions d'élevage, variables d'une région à l'autre, n'altèrent pas les caractères biologiques de la croissance.

La comparaison des deux graphiques révèle que l'absence de discontinuité est très nette chez les opérés. Parvenus à l'état adulte, les animaux se situent dans le prolongement des animaux impubères et occupent une zone du graphique supérieure à celle qu'ils forment sur le graphique témoin. La figure 49 donne une représentation schématique de cette comparaison.

La variabilité de tailles des femelles prépubères et pubères opérées des pédoncules oculaires est encore plus importante que celle des femelles indemnes.

Dans le cas des opérés comme dans celui des animaux indemnes, il est très difficile de savoir si, en muant, une femelle deviendra adulte ou restera juvénile (comparer les femelles α et β qui ont des taux de croissance presque identiques : l'une effectue sa mue de puberté, l'autre reste juvénile).

Il est impossible de comparer les pentes des courbes établies chez les témoins et les opérés. Les points représentatifs ne sont pas assez nombreux pour calculer statistiquement le coefficient angulaire de chaque droite et pour savoir si les écarts observés entre eux sont significatifs.

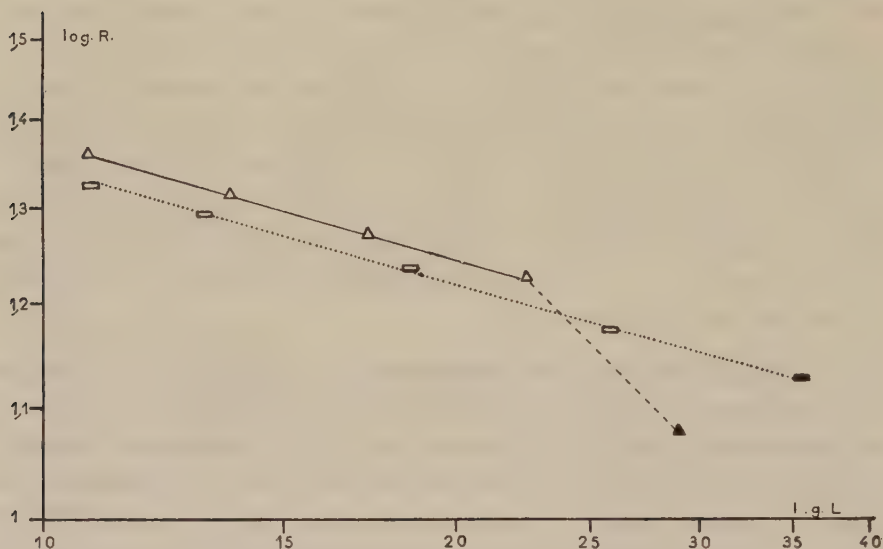


FIG. 49. — Schéma des variations du rapport de féminisation R de la longueur du 3^e segment abdominal à la longueur du 5^e en fonction de la longueur céphalothoracique L chez une femelle témoin et une femelle opérée.

$\triangle \blacktriangle$ = femelle témoin ; $\square \blacksquare$ = femelle opérée.

Discussion. — Comment expliquer l'absence de discontinuité pubérale chez les opérés ? La première idée qui vient naturellement à l'esprit est celle-ci :

Le taux de croissance plus important des opérés par rapport aux témoins, auquel s'ajoute peut-être une succession plus rapide des mues, fait disparaître la discontinuité. En effet, on peut fort bien imaginer, comme le montre le schéma 50 que l'avance de taille acquise à chaque mue par la femelle juvénile opérée (o) par rapport à la femelle indemne (●), la fasse parvenir nécessairement, au cours de sa croissance, sur le second segment de droite (c d) de la courbe des femelles indemnes. La féminisation brutale serait ainsi évitée.

Cette hypothèse est à rejeter, car si la femelle opérée qui devient adulte a généralement une taille supérieure à celle de la femelle indemne qui lui correspond, son indice de féminisation ne lui est jamais égal.

Il reste toujours supérieur à celui de la femelle normale. Les femelles adultes privées de pédoncules oculaires ne rejoignent ainsi jamais le groupe des femelles adultes normales. La discontinuité n'est donc pas résolue insensiblement au cours de la croissance. Elle est absente, et la femelle juvénile conserve son mode de croissance impubère tant pour la longueur du céphalothorax que pour l'indice de féminisation, tout en acquérant cependant, à une mue qui semble avoir le rang normal de la mue de puberté, un caractère adulte : le décrochage de l'abdomen qui permet l'accouplement.

Tout se passe pour les femelles anormales ainsi obtenues comme si la phase impubère était prolongée pour tous les caractères, sauf pour celui de l'accouplement.

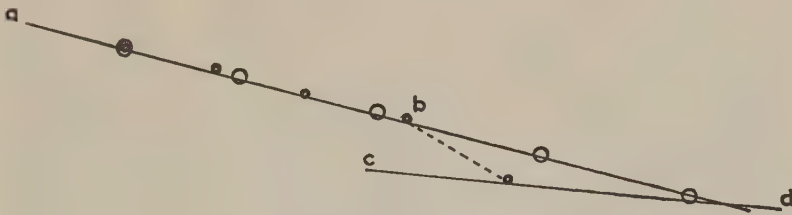


FIG. 50. — Schéma pouvant expliquer l'absence de discontinuité à la puberté chez les femelles opérées.
● = femelle témoin ; ○ = femelle opérée ; ab : segment de droite représentant la croissance juvénile ; cd : segment de droite représentant la croissance adulte.

2. — Croissance de la pince.

Aucune modification n'est à noter dans la croissance de la pince des femelles juvéniles opérées (fig. 51). Je n'ai malheureusement pas pu étudier le sort de la discontinuité qui apparaît normalement à la première mue postpubérale. Les animaux en expérience n'ont pas effectué cette mue.

b) Femelles prépubères.

Matériel. — Le matériel utilisé est celui qui a servi à l'étude de la maturation des organes génitaux provoquée par ablation des pédoncules oculaires. Il s'agit de 42 femelles choisies dans l'intermue précédant la mue de puberté et qui ont de 20 à 26 mm de long. Elles sont opérées le 8 septembre 1951.

Résultats. — *Examen morphologique.* — Le tableau XXVI, p. 481, fournit le nombre de mues obtenues au cours de cette expérience ainsi

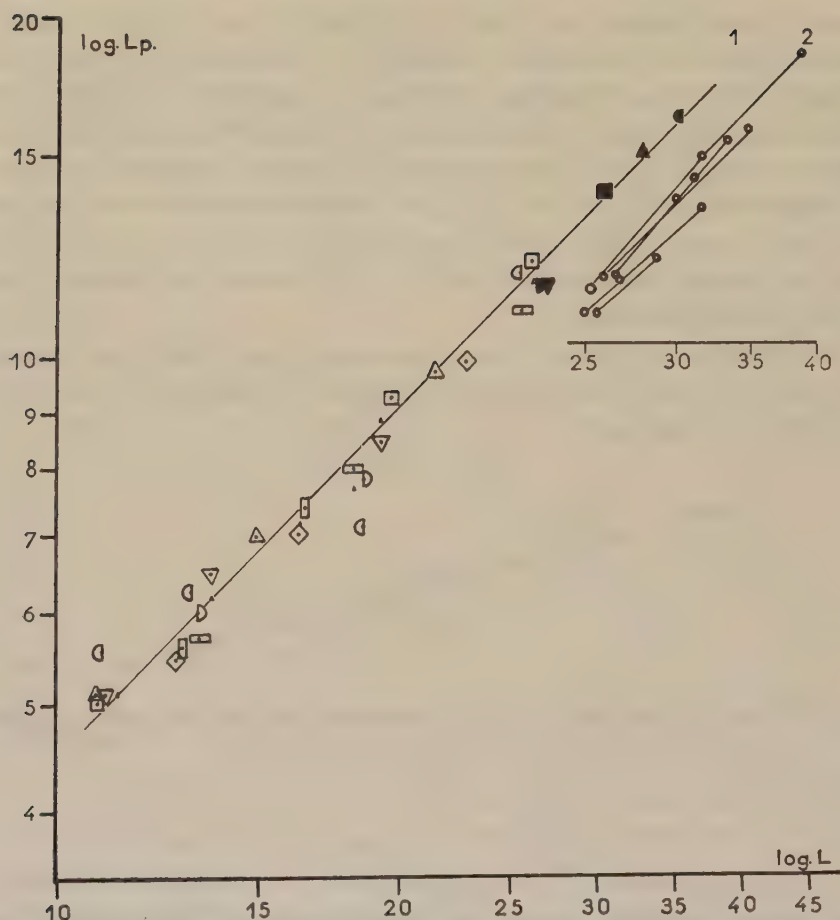


FIG. 51. — 1 = Variations de la longueur de la pince droite en fonction de la longueur du céphalothorax chez des individus opérés, (Roscoff).

Signes blancs = femelles juvéniles ; signes noirs = femelles adultes.

2 = Variations de la longueur de la pince droite en fonction de la longueur du céphalothorax chez des femelles adultes opérées (Sète). La courbe 2 a été décalée dans le sens des abscisses pour obtenir une meilleure représentation.

que leurs dates. Ces mues sont effectivement des mues de puberté car chacune d'elles est suivie par l'accouplement de l'animal. Mais les animaux qui se dégagent de leurs exuvies sont différents les uns des autres ou, plus exactement, peuvent se répartir en deux groupes distincts. Les deux types se définissent par des caractères propres.

1. — Il existe un type de femelles en tous points comparables aux femelles qui viennent de faire leur mue de puberté :

— leur teinte est normale (verte avec parfois des tons légèrement roux).

— l'abdomen très élargi s'est décroché, et il permet ainsi l'accouplement. Il présente, en bordure de ses segments, les soies pubérales caractéristiques.

— les pléopodes se sont garnis de soies pubérales longues et nombreuses.

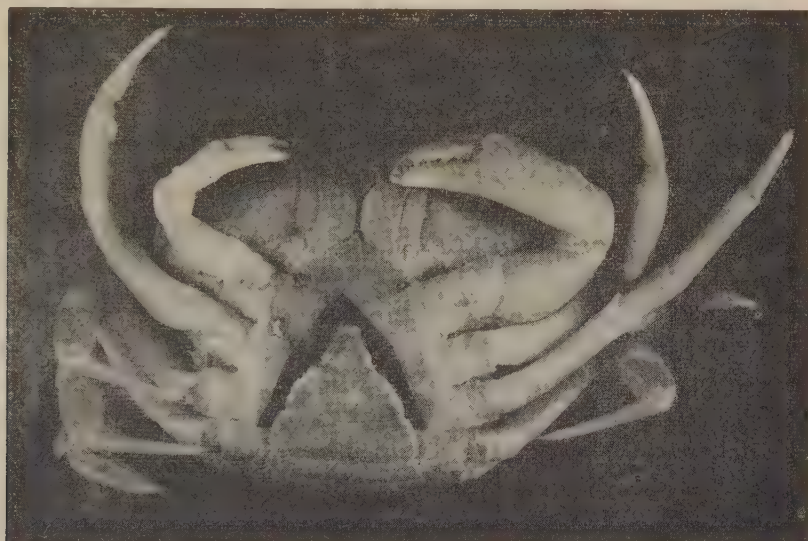


FIG. 52. — Femelle qui, après ablation des pédoncules oculaires au stade prépubère, vient de faire une mue de « puberté anormale ». Les longues soies abdominales ne sont pas apparues.

2. — Il existe un autre type de femelles que je qualifierai de « femelles pubères anormales » (fig. 52).

— leur teinte varie du vert pâle au violet jaune. Les dents céphalo-thoraciques, les pinces et les aires génitales sont violettes.

— l'abdomen, visiblement moins élargi que celui des femelles du premier type, est dépourvu de la bordure de soies caractéristiques. Cependant, cet abdomen est décroché et la femelle s'accouple.

— les pléopodes ont conservé le type juvénile.

Ces femelles sont comparables à celles que nous avons obtenues en opérant des femelles juvéniles.

Discussion. — Pourquoi apparaît-il deux types de femelles adultes ?

Les différences observées entre ces deux types de femelles doivent

tenir à la place de l'opération dans le cycle d'intermue : pour les femelles du premier type, la mue devait déjà être préparée au moment de l'opération et les caractères pubéraux, déjà ébauchés, n'ont pas été atteints par les effets dus à l'ablation des pédoncules oculaires.

Pour les femelles du deuxième type, il est probable que l'opération a eu lieu longtemps avant la mue suivante.

J'ai rassemblé dans le tableau XXXV, p. 489, les dates de mues des femelles de chaque type. L'hypothèse se trouve parfaitement confirmée.

Les femelles pubères du premier type sont celles qui muent en septembre. Les femelles anormales muent plus tardivement, au cours du mois d'octobre. La place de l'ablation dans le cycle d'intermue est l'agent responsable de ces différences.

Résultats graphiques. — J'ai mesuré l'indice de féminisation de l'abdomen des femelles de chaque type et j'ai porté chaque point individuel sur le graphique 48. Les « femelles pubères anormales » occupent une zone de représentation graphique supérieure à celle qu'occupent les femelles pubères du premier type. Elles présentent donc bien un abdomen moins élargi, ce qui confirme mes observations macroscopiques. Ces femelles « anormales » se confondent avec celles que l'on obtient à partir de femelles juvéniles privées de pédoncules oculaires alors que celles du premier type font bien partie du groupe des femelles adultes normales, à indice de féminisation d'une valeur moyenne de 1,09.

c) Femelles adultes.

La répercussion de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes des femelles adultes a été particulièrement difficile à étudier chez *Carcinus maenas*.

Ce Crabe ne constitue pas un matériel intéressant pour un tel sujet de recherches. Un mois après l'opération, les animaux subissent généralement une ponte expérimentale puis la mort survient un ou deux mois au plus après celle-ci. D'autres Crustacés, au contraire, tels *Cambarus immunis*, *Pachygrapsus marmoratus* (CORNUBERT, 1954 a), quand ils sont opérés à l'état adulte, muent peu de temps après l'ablation. *Cambarus immunis* est même capable de muer en hiver, alors que cette période de l'année représente pour lui une époque de stabilisation des processus de mues.

J'ai rarement obtenu une mue post-opératoire. Cependant, quelques cas méritent d'être signalés car ils se sont révélés très intéressants.

Parmi les femelles adultes, nous distinguerons les femelles ovigères et les femelles qui ne sont pas en période de reproduction.

Cas des femelles adultes non ovigères. — Le tableau XXXVI, p. 490 donne les résultats de deux séries d'expériences d'ablation des pédoncules oculaires.

— Sur 10 femelles adultes non ovigères opérées le 23 février 1954, 2 pondent un mois après l'opération. L'une d'elles pond une seconde fois, deux mois environ après la première ponte. La plupart des animaux ne pondent pas. Cependant, à la dissection, leurs ovaires sont bourrés d'ovules en maturation, jaune pâle ou jaune d'or. Certaines femelles sont parasitées. Deux ou trois mois après l'ablation, la mort survient.

Un seul animal (n° 11) n'a pas réagi comme les autres à l'opération : maturation des ovaires, mais aussi phénomène de la mue ont été activés.

— Sur 11 femelles opérées quelques jours après ce premier groupe, on observe les faits suivants : 5 muent environ un mois après l'opération. Parmi elles, deux (n° 8 et 32) pondent après la mue et l'une d'elles mue une nouvelle fois après la ponte expérimentale, de sorte qu'en trois mois elle a effectué le cycle mue-ponte-mue.

J'ajouterai ici un individu opéré le 20 juin 1953 qui pond et mue après l'ablation.

Cas des femelles ovigères. — Parmi 10 femelles opérées, 4 pondent environ deux mois après l'ablation. L'une d'elles subit une mue un mois après la ponte expérimentale. Tous les animaux sont morts quatre mois après l'opération.

Une femelle opérée l'année précédente a mué un mois après l'opération puis elle a pondu à nouveau. Quelques œufs sont restés fixés aux pléopodes de l'exuvie.

Action sur les caractères sexuels de l'abdomen. — J'ai examiné l'abdomen des femelles obtenues après la première mue post-opératoire (n° 8, 21, 29, 31, 32). Les caractères morphologiques n'en sont pas modifiés.

Mais chez les animaux obtenus après une seconde mue (n° 8, 31), la disparition de certains caractères est frappante : les soies abdominales se réduisent considérablement au point que la bordure des segments paraît glabre. Les pléopodes régressent également et tendent à reprendre l'aspect juvénile. C'est surtout la longueur de leurs soies qui diminue.

La figure 53, reproduit à la même échelle un fragment de la bordure abdominale au cours de deux mues post-opératoires successives chez une femelle opérée. Les figures 54 et 54 *bis* sont celles d'un pléopode du même individu suivi au cours de ces deux mues.

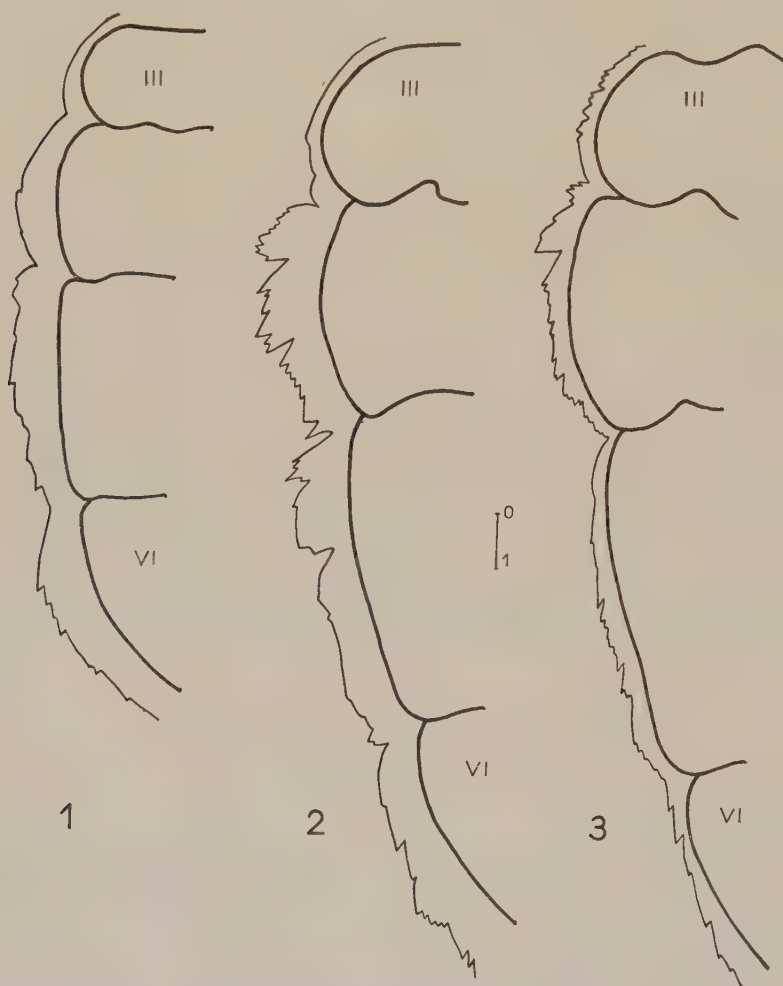


FIG. 53. — Bordure des segments III, IV, V et VI d'une femelle adulte (31).
 1 = au moment de l'ablation des pédoncules oculaires.
 2 = après la mue qui suit l'opération.
 3 = après la seconde mue qui suit l'opération.

— J'ai remarqué d'autre part qu'une femelle pouvait muer en conservant quelques œufs fixés aux pléopodes. La durée d'incubation et la durée du cycle d'intermue ne sont donc plus superposables. Le des-

sin 55, reproduit à la même échelle le pléopode IV de l'exuvie de la femelle ovigère B² et le même pléopode chez le Crabe après l'exuviation. On voit qu'à l'exuvie est fixé un pléopode adulte garni de longues soies. Quelques œufs sont encore attachés aux soies de l'endopodite. Le nouveau pléopode qui sort de cette exuvie augmente de taille, mais il tend à reprendre son aspect juvénile : le raccourcissement des soies est bien visible.

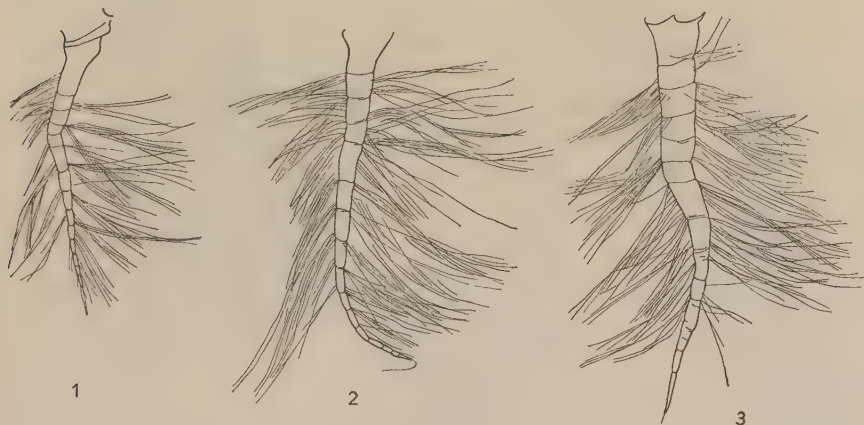


FIG. 54. — Endopodite du 6^e pléopode d'une femelle adulte (31).

- 1 = au moment de l'ablation des pédoncules oculaires.
- 2 = après la mue qui suit l'opération.
- 3 = après la seconde mue qui suit l'opération.

Action sur la croissance de la pince. — Les quelques points reportés sur le graphique 51, sont relatifs à des animaux de Sète. Ils montrent qu'il n'existe aucune différence entre la croissance de la pince droite des femelles adultes opérées et des femelles témoins. Mais les animaux opérés ont tous 25 mm ou plus de long. Ils appartiennent déjà à la première mue postpubérale de sorte que nous ne pouvons pas étudier le sort de la discontinuité qui lui est antérieure.

2. — INDIVIDUS MÂLES.

L'étude des effets causés par l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes ne présente pas autant d'intérêt chez les mâles que chez les femelles. La raison en est que les caractères sexuels externes qui définissent l'état adulte du mâle sont inexistants. Tous ses caractères sexuels se réalisent progressivement au cours de la croissance.

de sorte que le seul caractère adulte est l'accouplement de l'animal.

Il est néanmoins intéressant de voir si l'ablation des pédoncules qui provoque une maturité génitale précoce n'entraîne pas, de ce fait, un accouplement précoce de l'animal.



FIG. 54 bis. — Exopodite du 6^e pléopode d'une femelle adulte (31).

1 = au moment de l'ablation des pédoncules oculaires.

2 = après la mue qui suit l'opération.

3 = après la seconde mue qui suit l'opération.

D'après VEILLET, il est à peu près certain que dès la maturité génitale atteinte, le mâle indemne tend à s'accoupler. Le plus petit mâle accouplé aurait alors 22 mm de long.

TEISSIER (1933), dans son étude biométrique de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata*, remarque que les mâles semblent avoir des gamètes parfaitement constituées avant d'être parvenus à l'état « fort » ou adulte (état qui caractérise le mâle de cette espèce). Mais il ne pense pas que ces animaux soient alors capables de s'accoupler avant d'avoir subi la mue imaginale qui change leur morphologie.

H. LEGRAND (1949) remarque que chez *Orchestia gammarella* Pallas

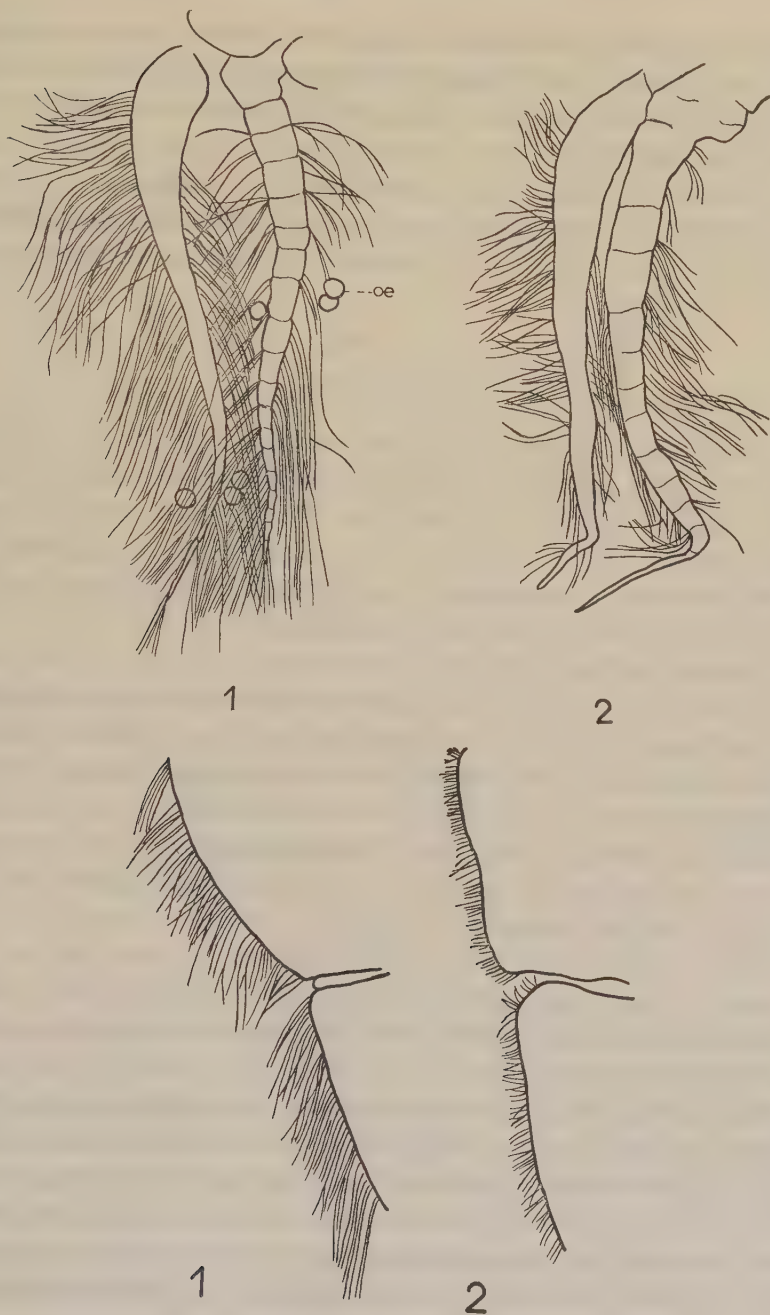


FIG. 55. — Bordure de l'abdomen et 4^e pléopode d'une femelle adulte.
 1 = au moment de l'opération.
 2 = à la mue qui suit l'opération.
 oe = œufs fixés aux soies de l'endopodite de l'exuvie.

« les produits génitaux mâles sont mûrs très tôt, au cours de la période intermédiaire, bien avant l'acquisition de la forme définitive du gnathopode 2 et en général bien avant l'acquisition de la totalité des caractères sexuels secondaires ».

Cependant, elle pense que la possibilité d'accouplement est liée au facteur taille. Elle n'a jamais observé dans ses élevages d'*Orchestia*, que des accouplements de grands mâles ayant atteint la dernière étape de leur croissance.

Travaux personnels.

Je n'ai pas pu vérifier sur de nombreux exemplaires si les mâles de taille juvénile, à maturation génitale anticipée par ablation des pédoncles oculaires tendaient à s'accoupler. En effet, au moment de ces expériences, les femelles adultes venant de muer étaient très rares. Or, cet état de la femelle est nécessaire pour permettre la copulation. Un léger début de calcification peut déjà l'entraver.

Toutefois, un jeune mâle opéré, de 19,5 mm de long, a saisi avec ses pinces une femelle adulte molle. Les tailles des deux animaux étant très disproportionnées, le mâle a enfoncé ses stylets copulateurs en arrière des orifices génitaux de la femelle, dans les muscles, du troisième épimère du plastron thoracique. L'accouplement ainsi réalisé a duré 20 heures. D'autres jeunes mâles ont tenté de s'accoupler mais, trop petits, ils ne sont pas parvenus à maintenir la femelle. Il est à remarquer que souvent la femelle cherche alors elle-même à retenir le mâle.

D'après ces résultats, je pense qu'il ne faut pas voir dans la taille du mâle le facteur essentiel à la tentative d'accouplement. Ce serait la maturité des glandes génitales qui, chez le mâle, déclencherait l'aptitude à la copulation.

J'ai d'ailleurs fait la même remarque au cours d'élevages de Crabes indemnes en Méditerranée. Les animaux sont élevés dès les premiers stades et suivis pendant plusieurs mois. Le taux de croissance de ces jeunes animaux étant toujours inférieur à celui des animaux dans la nature, les mâles parviennent à la maturité génitale à une taille inférieure à celle des mâles mûrs récoltés dans la nature. Cependant, ils sont capables de s'accoupler avec de petites « Cranquettes ». J'ai vu ainsi copuler des mâles qui avaient 14,5 mm et 16 mm de long.

A mon avis, l'aptitude à l'accouplement est commandée chez le

mâle par la maturité des produits génitaux. Elle ne demande pas la réalisation morphologique de certains caractères, comme ce serait le cas chez *Macropodia rostrata* ou *Orchestia gammarella*. Il est vrai que chez *Carcinus maenas* tous les caractères sexuels sont présents, même chez le jeune mâle. Le seul caractère qu'elle pourrait nécessiter est la taille adulte. Nous avons vu qu'il n'est pas nécessaire pour commander l'acte sexuel mais il le facilite.

CONCLUSION.

Le fait essentiel qui ressort de ces expériences successives est la mise en évidence d'un facteur intervenant dans le développement des caractères sexuels somatiques de la puberté, facteur lié à la présence des pédoncules oculaires.

Les femelles juvéniles et les femelles prépubères privées de leurs pédoncules oculaires effectuent une mue de puberté incomplète : absence de caractères sexuels morphologiques caractéristiques de l'adulte, tels que soies abdominales, pléopodes adultes, indice de féminisation, mais présence d'autres caractères sexuels tels qu'accouplement et sécrétion cémentaire permettant la fixation des œufs.

Les femelles adultes privées de leurs pédoncules oculaires peuvent reprendre certains caractères juvéniles de l'abdomen et des pléopodes à la seconde mue qui suit l'opération. Il y a persistance de l'accouplement et de la sécrétion cémentaire.

DISCUSSION.

Ainsi les pédoncules oculaires sont indispensables au développement de certains caractères sexuels externes. C'est ce point acquis qu'il s'agit d'interpréter. Comment expliquer un tel rôle du pédoncule oculaire au moment de la puberté ? Diverses hypothèses peuvent être suggérées.

Il convient de ne pas oublier que l'ablation des pédoncules oculaires entraîne tout d'abord un aveuglement des animaux, l'ablation d'une partie du système nerveux [nerf optique, nombreux tractus nerveux tels que les fibres : cerveau-glande du sinus, cerveau-pars-ganglionaris, etc. (CARLISLE, 1953 *d* ; PASSANO, 1951 *a. b.*)] et l'ablation de tout un système neurosécréteur (glande du sinus, organe X, etc.).

La nature du phénomène observé à la suite de l'ablation est-elle

alors d'ordre nerveux, humoral, hormonal, ou est-elle plus complexe ? Je vais envisager successivement ces différents cas.

Phénomène nerveux. — On sait que le système nerveux central des Crustacés Décapodes (RETZIUS, 1890) envoie des nerfs pléopodiaux dans chaque appendice abdominal. Il se pourrait alors que la section des nerfs optiques consécutive à l'ablation des pédoncules oculaires détruise l'équilibre de ce système nerveux périphérique, ceci par l'intermédiaire du système nerveux central. Mais une telle influence devrait alors se limiter aux pléopodes et elle n'expliquerait pas l'arrêt du développement des soies abdominales ou l'arrêt de l'élargissement de l'abdomen.

On ne voit cependant pas très bien comment un mécanisme nerveux peut agir sur l'apparition de certains caractères sexuels somatiques. Les cellules somatiques pourraient tout au plus être sensibilisées à un facteur morphologique quelconque par l'intermédiaire du système nerveux ; ou bien la section des nerfs optiques atteindrait, par l'intermédiaire de la lumière, certaines cellules neurosécrétrices du cerveau ou du ganglion thoracique.

Récemment, MATSUMOTO (1952, 1954) émet une hypothèse de ce genre pour expliquer la modification des pléopodes des mâles et des femelles de *Charybdis japonica* parasités par *Heterosaccus papillosus*. Il observe en effet une corrélation entre le degré de modification des pléopodes et l'invasion du ganglion thoracique des animaux infestés, par les racines du parasite. Son hypothèse s'appuie d'ailleurs sur le fait que le ganglion thoracique est le siège d'une neurosécrétion et que lorsqu'il est parasité, les cellules nerveuses sont atteintes dans leur taille et leur distribution.

Phénomène humoral. — Métabolisme. — Depuis les travaux de KOLLER (1930), KLEINHOLZ et BOURQUIN (1941), SCUDAMORE (1947), le rôle du pédoncule oculaire dans le métabolisme de l'animal est un fait certain. J'ai moi-même remarqué que les *Carcinus maenas* opérés mangeaient beaucoup plus que les Crabes normaux, ce qui témoigne en faveur d'une variation du métabolisme se traduisant d'ailleurs par une accélération du rythme des mues.

Il est alors naturel de songer que cette accélération peut être la cause de la prolongation d'une phase de morphologie juvénile au cours de la vie des animaux. La durée des intermues étant réduite, il se peut qu'au cours de l'intermue qui précède la puberté, la modification des caractères

sexuels n'ait pas le temps de se faire. Ceci expliquerait aussi peut-être la réalisation incomplète des caractères sexuels chez les femelles adultes qui muent après l'opération.

C'est là un point de vue soutenable, d'autant plus que chez *Carcinus maenas* je n'ai pas obtenu de mues postérieures à ces mues de puberté anormales et que, de ce fait, je ne peux pas savoir si la réalisation normale et complète des caractères sexuels ne nécessiterait pas une mue supplémentaire.

Phénomène hormonal. — On peut supposer que dans le pédoncule oculaire du Crabe enragé est sécrétée, au moment de la puberté, une hormone féminisante qui provoque le développement de certains caractères sexuels externes. La sécrétion de cette hormone persisterait pendant toute la vie adulte de l'animal. Quand les pédoncules oculaires sont enlevés avant la puberté, la sécrétion n'a pas lieu ; par suite, la féminisation de l'abdomen n'est pas brutalement accélérée et les soies ne se développent pas. Quand les pédoncules sont enlevés après la mue de puberté, la sécrétion est arrêtée, ce qui entraîne une régression des caractères sexuels externes.

— Une question se pose alors : *quel est l'organe responsable de cette sécrétion* : glande du sinus, pars-ganglionaris de l'organe X (CARLISLE, 1953 *e. d.*) ou autres cellules neurosécrétrices du pédoncule oculaire ?

Des expériences d'ablation et d'implantation de ces différents organes endocrines sont à faire.

J'ai tenté des séries d'*ablation élective de la glande du sinus* sur de jeunes femelles, en avril 1952. Elles ont mué régulièrement, trois, quatre et même cinq fois. Elles ont effectué leur mue de puberté et se sont accouplées. L'abdomen a présenté la bordure de soies caractéristique, les pléopodes se sont garnis de longues soies ; seul, l'indice de féminisation ne paraît pas avoir atteint sa valeur normale. La glande du sinus ne serait donc pas l'organe essentiellement responsable de l'apparition des caractères sexuels pubéraux ou tout au moins elle ne serait pas responsable de l'apparition de tous ces caractères.

On peut objecter que l'ablation de l'organe n'a pas été totale. Or, elle a été réalisée sous la loupe binoculaire, selon la méthode KLEINHOLZ et BOURQUIN (1947). Mais la régénération de la glande est à craindre. Les récents travaux de BLISS et WELSH (1951) viennent de le prouver. Après chaque mue des opérés, je me suis assurée de la disparition totale

de l'organe et les fragments que j'ai retrouvés (et attribués, non pas à une régénération mais à une ablation incomplète) ont été soigneusement enlevés.

Il faut plutôt, je pense, considérer la glande du sinus comme n'étant pas le seul organe sécréteur de l'hormone agissant sur les caractères sexuels de la puberté. Les travaux qui se succèdent depuis quelques années (BLISS, 1951 ; PASSANO, 1951 *a. b.*, 1953) apportent de plus en plus la certitude que la glande du sinus, tenue depuis longtemps comme l'organe neurosécréteur essentiel du pédoncule oculaire, n'est qu'un organe de stockage, recevant le matériel sécrété par des cellules de la pars-ganglionaris de l'organe X, du cerveau, ou même des ganglions thoraciques. Je me réserve de reprendre prochainement ces ablations.

J'ai essayé également de réaliser des *implantations de glandes du sinus* (tableau XXXVII, p. 491).

Deux séries d'expériences sont tentées : l'une sur des animaux indemnes, l'autre sur des animaux privés de pédoncules oculaires.

Tous les sujets en expérience sont de jeunes Crabes impubères. La glande, prélevée sur des individus prépubères est préalablement disséquée dans l'eau de mer. Elle est aspirée soigneusement dans une pipette de verre et introduite dans la cavité générale de l'animal par une piqûre à la base d'une patte. Les implantations sont renouvelées tous les 4 à 8 jours, à raison de deux glandes par injection.

— Chez les animaux indemnes, la mort survient après trois injections successives. Est-elle consécutive à un affaiblissement de l'animal à la suite d'opérations répétées ? Je pense que non, car le traumatisme qu'il subit est de peu d'importance. A mon avis, elle est due à une action nocive de la part de l'implant, chez un animal qui se trouve déjà soumis à l'influence de la sécrétion de ses propres glandes sinusaires, si sécrétion il y a.

— Les essais sur les animaux préalablement privés de leurs pédoncules oculaires m'ont fourni de meilleurs résultats. Les récepteurs résistent beaucoup mieux aux interventions successives. Ils supportent huit fois de suite deux glandes par implantation.

Mais ces essais ne prouvent rien quant au rôle possible des glandes sinusaires sur les caractères sexuels externes. En effet, les opérés qui reçoivent des greffes ne muent plus, alors que les témoins sans pédoncules oculaires et sans greffes muent très rapidement après l'ablation. Au bout d'un mois d'élevage, tous les témoins ont mué une ou deux fois, alors

que nous ne constatons pas une seule mue chez les opérés greffés. Cette absence de mues rend l'essai inutile. Il ne fait que confirmer les résultats de BROWN et CUNNINGHAM (1939) sur la mise en évidence de la sécrétion d'une hormone inhibitrice de mue par le pédoncule oculaire.

Le fait que chez les femelles adultes opérées il y ait régression des caractères sexuels et non absence totale de ces caractères, semble témoigner de l'existence probable d'un « certain seuil d'action hormonale ». Il y aurait une période au cours de laquelle l'arrêt de sécrétion par suite de l'ablation des pédoncules oculaires chercherait à compenser le taux d'hormone déjà présente dans le milieu intérieur.

CONCLUSION DE LA TROISIÈME PARTIE

Des principaux types d'expériences effectuées au cours de ces recherches sur le déterminisme des caractères sexuels externes de la puberté chez *Carcinus maenas*, il ressort les faits suivants :

1. — L'implantation, chez des individus juvéniles, de fragments d'ovaires prélevés à divers stades de maturité ou de fragments de testicules en spermatogenèse, n'entraîne pas de modifications des caractères sexuels externes chez les opérés.

2. — L'ablation des pédoncules oculaires déclenche la maturation des gonades, quels que soient l'âge, le sexe des animaux et l'époque de l'opération. Elle peut ainsi provoquer la ponte chez des individus femelles prépubères.

3. — L'ablation des pédoncules oculaires inhibe le développement de certains caractères sexuels externes qui doivent normalement apparaître chez les femelles au moment de la mue de puberté. Chez les femelles adultes, ces caractères déjà apparents tendent à reprendre l'aspect juvénile après l'opération.

RELATION ENTRE LA MATURATION OVARIENNE EXPÉRIMENTALE ET LE DÉVELOPPEMENT DES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES DE LA PUBERTÉ.

Le fait que la suppression des pédoncules oculaires agisse à la fois sur la croissance des ovaires et sur le développement des caractères

sexuels externes de la puberté, nous incite à confronter ces deux principaux résultats expérimentaux.

Chez les animaux opérés, deux cas sont à considérer :

Cas des femelles prépubères.

a) Un seul phénomène se produit : la suppression des pédoncules oculaires entraîne un déclenchement de la croissance des ovaires et leur maturation suivie ou non par la ponte. La mue n'a pas lieu. L'un des phénomènes se produit, l'autre paraît bloqué à son profit. Il n'y a pas de liaison obligatoire dans leur apparition et ils ne semblent pas soumis à la même action hormonale. Nous avons obtenu une inversion dans l'ordre normal d'apparition des deux phénomènes. Mais rien n'interdit de supposer que si une mue se produit après cette ponte expérimentale, elle ne soit pas une mue de puberté normale.

b) Les deux phénomènes se produisent : l'un d'entre eux prédomine sur l'autre.

L'ablation des pédoncules oculaires retentit principalement sur la mue des animaux juvéniles ou prépubères. Dans le cas des femelles juvéniles, les mues se succèdent jusqu'à la mue de puberté qui se fait sans l'apparition des caractères sexuels (soies, pléopodes adultes). Seul, l'accouplement permet de la distinguer des autres mues. Dans quelques cas, la ponte peut suivre cette mue anormale.

Nous obtenons l'ordre normal d'apparition des deux phénomènes (mue et ponte), mais il y a inhibition du développement des caractères sexuels et développement plus ou moins accusé des ovaires. Ces résultats prouvent que le développement de certains caractères sexuels de la puberté nécessite la présence des pédoncules oculaires.

Cas des femelles adultes.

Le plus souvent, un seul phénomène a lieu, mue ou ponte, mais il est des cas où les deux se produisent avec une égale intensité. Bien que la maturation des ovaires se fasse, soit avant, soit après la mue, certains caractères sexuels externes caractéristiques de l'état adulte n'apparaissent pas. La mue est anormale.

RÔLE DES GONADES. — RÔLE DES PÉDONCULES OCULAIRES.

— Le fait que la maturation des ovaires, provoquée par l'ablation des pédoncules oculaires, n'entraîne pas nécessairement l'apparition

rition des caractères sexuels externes de la puberté (cas des femelles adultes principalement) semblerait prouver assez nettement une indépendance totale de l'activité génitale vis-à-vis des caractères sexuels externes.

Mais il se peut fort bien qu'une action réelle de la part des glandes génitales soit masquée, du seul fait de l'absence des pédoncules oculaires. C'est ce qui semble d'ailleurs se passer chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus*. Après ablation des pédoncules oculaires, les ovaires de la femelle de ce Crustacé se développent et cependant, les caractères sexuels qui, normalement sont liés au développement des gonades, n'apparaissent pas (CORNUBERT, 1954 a). Le pédoncule oculaire est nécessaire pour que l'influence des gonades puisse se manifester.

On voit très bien alors les pédoncules oculaires jouer un rôle analogue à celui de l'hypophyse des Vertébrés : n'ayant aucune action directe, ces organes seraient indispensables pour que d'autres groupes cellulaires exercent eux-mêmes leur propre action. On peut supposer que dans le pédoncule oculaire est sécrétée une hormone, comparable aux hormones hypophysaires, qui agirait sur la production d'une hormone féminisante sécrétée par certaines cellules des gonades. Remarquons toutefois que chez *Carcinus maenas* une dépendance entre les caractères sexuels permanents qui apparaissent à la puberté et la maturité génitale est peu vraisemblable. Nos essais d'implantations semblent d'ailleurs le prouver. Le pédoncule oculaire agirait donc soit directement par une hormone féminisante, soit sur d'autres cellules situées en dehors des gonades.

— La nature hormonale du facteur déterminant l'apparition des caractères sexuels de la puberté n'est pas prouvée ; elle n'est qu'hypothétique. De délicates expériences d'ablations électives de différents organes neurosécréteurs du pédoncule oculaire pourraient sans doute préciser ce point.

Sans faire appel à un principe spécifique du pédoncule oculaire, il serait peut-être plus sage de songer à une action plus générale sur le métabolisme de l'animal au moment de la puberté. Un simple changement dans la composition du milieu intérieur pourrait entraîner une modification dans le développement des caractères sexuels externes.

C'est bien par une hypothèse de ce genre que VEILLET (1944) essaie d'interpréter les modifications des caractères sexuels de *Carcinus maenas* parasité par *Sacculina carcini*. Le milieu intérieur modifié, dit-il, aurait

les mêmes effets qu'un changement de constitution chromosomique. Ce milieu modifié agirait non seulement sur les caractères sexuels externes des mâles et des femelles, mais aussi sur les caractères internes tels que les gonades et transformerait les testicules des mâles en ovaires.

A l'appui de cette interprétation viennent aussi diverses observations récentes. Ce sont en particulier les travaux de CHARNIAUX-COTTON (1952) qui mettent en évidence le rôle du milieu intérieur des Crustacés Amphipodes dans le déterminisme du sexe des gonades : le milieu intérieur des *Orchestia gammarella* mâles, normaux ou castrés, est capable de transformer un implantat d'ovaire en testicule.

Les travaux sur le déterminisme du sexe des Isopodes Epicarides attestent également de cette influence du milieu intérieur sur le développement des caractères sexuels. Les Isopodes Epicarides sont des parasites de Crustacés qui comprennent les Bopyridés et les Cryptoniscidés.

Les Cryptoniscidés possèdent des larves cryptonisciennes qui passent par un stade sexué mâle. Lorsqu'elles se fixent sur l'hôte, elles se transforment en femelles. Il s'agit là d'un véritable hermaphrodisme car il a été prouvé que les testicules disparaissent et se transforment en ovaires.

Chez les Bopyridés, il est beaucoup plus difficile d'affirmer que le sexe de la larve cryptoniscienne est déterminé. Or, les larves qui se fixent directement sur l'hôte se transforment en femelles. Celles qui se fixent sur ces femelles donnent uniquement des mâles nains. Le lieu de fixation interviendrait-il alors dans la détermination du sexe ou bien les larves seraient-elles déjà déterminées génétiquement avant la fixation ?

Ce sont les Bopyriens en particulier, qui fournissent les résultats les plus spectaculaires d'une influence possible du milieu sur les caractères sexuels. REINHARD (1949) étudie le déterminisme du sexe de *Stegophryxus hyptius* Thompson, ectoparasite abdominal du Bernard l'Hermite *Pagurus longicarpus* Say. Il montre que la larve cryptoniscienne est sexuellement indifférenciée, l'examen histologique ne mettant en évidence aucun groupe de cellules assimilables à des traces de gonades. Par des essais de transplantation de larves (des larves présumées femelles et détachées de l'hôte dès leur jeune âge sont inoculées dans la poche incubatrice de femelles de *Stegophryxus* et se transforment en mâles), l'auteur semble ainsi prouver que la différenciation en mâles ou en femelles dépend du lieu de fixation et des facteurs environnants.

REVERBERI (1947) apporte des arguments supplémentaires à une hypothèse de l'influence du milieu intérieur sur la détermination du sexe chez les Bopyriens branchiaux. *Ione thoracica*, parasite de *Callianassa laticauda*, possède des larves cryptonisciennes dont on ne peut distinguer les gonades. La femelle vit dans la cavité branchiale des *Callianassa*. Les Cryptonisciens qui se fixent sur elle donnent des mâles, un seul mâle fonctionnel étant retenu. Les Cryptonisciens qui se fixent sur la peau de l'hôte donnent des mâles complémentaires.

L'auteur réussit quelques expériences de transplantation. Des mâles juvéniles retirés d'une femelle adulte peuvent se transformer en femelles s'ils sont placés sur les branchies de l'hôte. Inversement, des femelles différenciées peuvent subir un changement de sexe et devenir mâles. REVERBERI pense alors que la transformation des larves mâles en femelles s'opère parce qu'elles se nourrissent abondamment du sang de l'hôte dans les branchies. Les larves dont la nourriture est moins abondante (larves fixées sur la peau de l'hôte) donneraient des mâles complémentaires. La masculinisation des larves fixées à une femelle serait également attribuée à une nourriture moins abondante.

Ainsi, un changement de composition du milieu interne des Isopodes dû à une nourriture plus ou moins abondante, pourrait entraîner un changement de sexe de l'animal.

Des expériences sont nécessaires pour mettre en évidence des variations de composition du milieu intérieur au moment de la puberté chez *Carcinus maenas*. Or on n'a pas, je crois, jusqu'à présent, décelé de telles variations. Pour expliquer la féminisation des caractères sexuels externes des Décapodes mâles sous l'action des Rhizocéphales, SMITH (1910) et ROBSON (1912) avaient émis l'hypothèse selon laquelle les racines du parasite déclencheraient une production accrue de substances lipidiques dans le milieu intérieur de l'hôte, tout comme le fait l'ovaire chez la femelle indemne au moment de la vitellogénèse.

FRENTZ et VEILLET (1953) ont analysé plus d'un millier de Crabes, mâles ou femelles, parasités ou non, avec ou sans Sacculine externe, ovigères ou dépourvus d'œufs. Ils ont mis en évidence une stimulation métabolique de ces substances chez les femelles en ovogénèse et chez les mâles à Sacculine externe, mais elle ne s'observe pas chez les mâles à parasite interne. Cependant, chez ces derniers, la féminisation peut déjà être très poussée. Il est alors évident que l'augmentation du taux des lipides ne peut être à l'origine de la féminisation.

Je donnerai maintenant un schéma général du déterminisme des caractères sexuels des Crustacés. Cette représentation n'est qu'une solution hypothétique, basée sur certains faits expérimentaux et certainement sujette à transformation.

1. — La nature sexuelle de chaque individu est déterminée au moment de la fécondation par les gènes sexuels. Chaque territoire morphologique évolue et se différencie sexuellement suivant un plan fixé à l'avance. Les réactions qui dirigent le développement de chaque caractère (tractus génital, sexe des gonades, forme de l'abdomen), sont déterminées par la composition chromosomique des cellules de chaque territoire. Ceci expliquerait fort bien les cas de gynandromorphisme et d'hermaphrodisme où il y a coexistence des caractères des deux sexes chez un même animal.

2. — Le type génétique de l'animal contribuerait à la réalisation d'un certain milieu interne mâle ou femelle et ce milieu interne, propre à chaque individu, corroborerait avec la nature génotypique des cellules, à la détermination des caractères sexuels qui apparaissent principalement avant la maturité des gonades. Il existerait alors un certain équilibre entre la composition du milieu interne et la nature de l'équipement chromosomique des cellules de l'animal. Des variations fortuites du métabolisme dues à des causes diverses (cas de parasitisme, nutrition, température, etc.) pourraient engendrer un déséquilibre et produire une modification de certains caractères sexuels. Des organes implantés dans un animal au milieu intérieur différent de celui de l'hôte sur lequel ils sont prélevés, pourront changer de sexe (ovaires se transformant en testicules). Dans ce cas, l'action du milieu intérieur l'emporte sur la nature génotypique des cellules. Dans d'autres cas, l'inverse peut très bien se produire.

3. — Les ovaires sont responsables de l'apparition de certains caractères sexuels, appelés « caractères cycliques » ou « caractères périodiques », liés à la vitellogenèse de l'animal (soies des oostégites d'*Orchestia gammarella*, soies de l'abdomen de *Pachygrapsus marmoratus*).

4. — Les pédoncules oculaires sont indispensables à la réalisation ou au maintien de certains caractères sexuels adultes, dépendant ou non des gonades. Ce sont :

— Soit des caractères permanents (pilosité abdominale, pléopodes

adultes de *Carcinus maenas*) qui se développent au moment de la puberté mais qui ne paraissent pas dépendre d'une sécrétion des ovaires ;

— Soit des caractères cycliques dont il semble prouvé à présent que leur apparition est due à la maturation génitale ;

— Soit encore des caractères qui apparaissent lors de l'infestation de l'animal par une Sacculine.

Bien que l'ovaire effectue sa maturation, ou bien que le parasite soit présent, si les pédoncules oculaires sont extirpés, ces caractères sexuels n'apparaissent pas.

Le rôle joué par les pédoncules oculaires serait comparable à celui que joue l'hypophyse chez les Vertébrés.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

PREMIÈRE PARTIE.

1. — Le passage, chez la femelle de *Carcinus maenas*, de l'état juvénile à l'état adulte, se fait par une mue spéciale au cours de laquelle l'animal est capable de s'accoupler pour la première fois. Cet accouplement et les traces que laisse l'abdomen du mâle sur la cuvette céphalo-thoracique de la femelle sont les seuls critères infaillibles qui permettent de distinguer cette mue de puberté des autres mues de l'animal.

A cette mue, on observe des variations brutales dans la croissance des variants sexuels. Une discontinuité importante apparaît dans la croissance du VI^e segment abdominal et dans celle du rapport de féminisation de l'abdomen. A la mue qui suit la mue de puberté, une nouvelle discontinuité intéresse la croissance des pinces. Aucune transformation n'est à retenir en ce qui concerne la forme de la carapace. La réalisation de la forme adulte parfaite se fait au cours de deux ou trois mues successives.

La mue de puberté de quelques femelles suivies en élevage dès leurs jeunes stades, présente un rang fixe ; c'est la onzième mue de l'animal. Une grande variabilité dans les taux de croissance, d'un animal à l'autre ou d'un même animal, explique les différences de tailles observées entre les femelles qui vont faire la mue de puberté.

2. — La vitellogenèse débute dans l'intermue qui suit la mue de puberté. L'apparition des caractères morphologiques liés à la mue de puberté est antérieure à la maturation des ovaires.

L'étude histologique montre que l'ovogenèse commence chez les jeunes individus et qu'au moment de la mue de puberté certaines cellules de l'ovaire, appelées cellules nourricières, paraissent plus nombreuses. Nous avons émis l'hypothèse d'un rôle possible de ces cellules.

DEUXIÈME PARTIE.

1. — Les Crabes de la Manche ou de l'Atlantique se distinguent de ceux de la Méditerranée. Ils présentent des différences dans la forme du céphalothorax, dans la longueur de certains appendices, dans l'ornementation de la carapace. Certains caractères sont différents dès la naissance, d'autres le deviennent au cours de la croissance.

2. — La mue de puberté est un critère biologique important de différenciation. Elle atteint les représentants de la Méditerranée à un stade moins avancé de leur croissance.

Les taux de croissance des individus des eaux méridionales sont plus faibles que ceux des Crabes de la Manche. Les durées d'intermues sont plus courtes. Les taux de féminisation sont identiques mais les indices de féminisation sont différents, ce qui fournit deux courbes parallèles pour la féminisation de l'abdomen. Pour une même longueur de l'animal, l'abdomen de la femelle de Sète est plus large que celui de la femelle de la Manche.

Ces caractères, propres à chaque type régional, se maintiennent lorsque les animaux sont élevés dès les jeunes stades dans le même milieu.

Les Crabes de la Manche et de la Méditerranée sont interféconds.

3. — Ces divers résultats permettent la création de deux races ou deux sous-espèces de *Carcinus maenas*. La répartition géographique actuelle de ce Crustacé peut conduire à une interprétation de cette différenciation de l'espèce unique *Carcinus maenas*.

TROISIÈME PARTIE.

Des expériences ont été entreprises sur le déterminisme des caractères sexuels externes liés à la puberté de la femelle.

1. — Des implantations, chez des individus juvéniles des deux sexes, de fragments d'ovaires prélevés, soit sur des femelles prépubères, soit sur des femelles adultes, à divers stades de maturation, n'exercent aucune influence sur les caractères sexuels externes des opérés.

Les injections d'extraits centrifugés sont également sans résultats.

L'histologie des implantats révèle la disparition des cellules sexuelles au bout de deux ou trois mois et un développement considérable du tissu nourricier. Ce tissu reste sans influence sur les caractères sexuels externes.

2. — L'ablation des pédoncules oculaires peut déclencher la ponte chez des femelles prépubères, donc chez des femelles qui n'ont pas atteint l'état morphologique adulte. Certaines femelles juvéniles présentent également un développement génital accéléré, avec formation d'oocytes en vitellogenèse.

L'ablation des pédoncules oculaires provoque chez les mâles de taille juvénile la maturation avancée des testicules en même temps qu'un développement important des tractus génitaux.

3. — Les pédoncules oculaires sont nécessaires à la réalisation des caractères sexuels externes de la puberté chez la femelle. Ils sont également nécessaires au maintien de ces caractères chez la femelle adulte.

A partir de ces résultats, diverses hypothèses sur le mécanisme des pédoncules oculaires ont été émises. On sait que de nombreux travaux comparent les organes endocrines du pédoncule oculaire à l'hypophyse des Vertébrés. Un tel rôle des pédoncules a été retenu. A côté des multiples contrôles que ces organes exercent sur le fonctionnement ovarien, la mue, le métabolisme du calcium, ils peuvent, sans agir directement sur les caractères sexuels de la puberté, être indispensables aux facteurs susceptibles de déclencher leur apparition.

BIBLIOGRAPHIE

1938. ABRAMOVITZ (A. A.) et ABRAMOVITZ (R. K.). — On the specificity and related properties of the Crustacean chromatophorotropic hormone. *Biol. Bull., Wood's Hole*, **74**, pp. 278-296.
1939. — Moulting and viability after removal of the eyestalk in *Uca pugilator*. *Ibid.*, **77**, pp. 326-27.
1940. — Moulting, growth and survival after eyestalk removal in *Uca pugilator*. *Ibid.*, **78**, pp. 179-188.
1904. ANDREWS (E. A.). — Breeding Habits of Crayfish. *Amer. Nat.*, XXXVIII, pp. 165-206.
1906. — Egg-laying of Crayfish. *Amer. Nat.*, XL, pp. 343-356.
1926. ATKINS (D.). — The moulting stages of the Pea-Crab (*Pinnotheres pisum*). *J. Mar. Biol. Assoc.*, XIV, pp. 475-493.

1933. — *Pinnotherion vermiforme* G. et B., an Entoniscid infesting *Pinnotheres pisum*. *Proc. Zool. Soc. London*, Part. 2.
- 1948 a. BAUCHAU (A. G.). — Intensité du métabolisme et glande sinuaire chez *Eriocheir sinensis* H. M. Edw. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **79**, pp. 73-86.
- 1948 b. — Phénomènes de croissance et glande sinuaire chez *Eriocheir sinensis* H. M. Edw. *Ibid.*, pp. 125-131.
1951. BLISS (D. E.). — Metabolic effects of sinus gland or eyestalk removal in the land crab, *Gecarcinus lateralis*. *Anat. Rec.*, **III**, pp. 502-503.
1952. BLISS (D. E.) et WELSH (J. H.). — The neurosecretory system of brachyuran crustacea. *Biol. Bull.*, Wood's Hole, **103**, pp. 157-169.
1949. BOUGIS (P.). — Sur la croissance différente de deux Rougets de la Méditerranée (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, **86**, pp. 13-19.
1940. BOUVIER (E. L.). — Décapodes marcheurs, Faune de France, **37**, 404 p.
- 1876-1877. BRAUN (M.). — Zur Kenntnis des Vorkommens der Speichen und Kittdrüsen bei den Decapoden. *Arb. Z. Inst. Würzburg*, **3**, pp. 471-479.
1936. BROEKHUYSEN (G. J.) Jr. — On Development, Growth and Distribution of *Carcinides maenas* (L.). *Arch. Neerl. Zool.*, t. II, p. 257.
1884. BROOK (S.). — On the rate of Development of the Common Shore-Crab *Carcinus maenas*. *Ann. et Mag. N. H.*, **5**, XIV, pp. 202-207.
- 1938 a. BROWN (F. A.). — A hormone affecting viability in Crustaceans. *Anat. Rec.*, **72**, Suppl., p. 116.
- 1938 b. — An internal secretion affecting viability in Crustacea. *Proc. nat. Ac. Sc.*, Washington, **24**, pp. 551-555.
1950. — Studies on the physiology of *Uca* red chromatophores. *Biol. Bull.*, **98**, pp. 218-226.
1939. BROWN (F. A.) Jr. et CUNNINGHAM (O.). — Influence of the sinus gland of Crustaceans on normal viability and ecdysis. *Ibid.*, **77**, pp. 104-114.
1947. BROWN (F. A.) Jr. et JONES (G. M.). — Hormonal inhibition of ovarian growth in the crayfish *Cambarus*. *Anat. Rec.*, **99**, p. 657.
1949. — Ovarian inhibition by a sinus gland principle in the fiddler crab. *Biol. Bull.*, **96**, pp. 228-232.
1891. BUMPUS (H. C.). — The Embryology of the American Lobster. *J. Morph.*, **V**, pp. 215-251.
1940. CALLAN (H. G.). — The effects of castration by parasites and X rays on the secondary sex characteristics of prawns (*Leander* sp.). *J. exp. Biol.*, **17**, pp. 168-179.
1891. CANO (G.). — Morfologia dell'apparecchio sessuale femminile glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei decapodi. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, **IX**, pp. 503-532.
- 1953 a. CARLISLE (D. B.). — Studies on *Lyasmata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). III. — On the activity of the moult-accelerating principle when administered by the oral route. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **XXIV**, pp. 279-285.
- 1953 b. — Studies on *Lyasmata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). IV. — On the site of origin of the moult accelerating principle — experimental evidence. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **XXIV**, pp. 285-292.
- 1953 c. — Studies on *Lyasmata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). V. — The

- ovarian inhibiting hormone and the hormonal inhibition of sex-reversal. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, XXIV, pp. 355-372.
- 1953 d. — Studies on *Lysemata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). VI. — Notes on the structure of the neurosecretory system of the eyestalk. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, XXIV, pp. 435-447.
- 1953 e. — Moulting hormones in *Leander* (Crustacea Decapoda). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 32, pp. 289-296.
- 1954 a. — On the hormonal control of moulting in Decapod Crustacea. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 33, pp. 61-63.
- 1954 b. — Studies on *Lysemata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). III. — The lack of influence of eyestalk ablation and of injection of eyestalk extracts on testicular weight and degree of development of the male genital ducts. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, XXV, p. 241.
1953. CARLISLE (D. B.) et DOHEN (P. F. R.). — Studies on *Lysemata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). — II. Experimental evidence for a growth and moult-accelerating factor obtainable from eyestalks. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, XXIV, pp. 69-83.
1953. CARLISLE (D. B.) et PASSANO (L. M.). — The X organ of Crustacea. *Nature*, London, 171, pp. 1070-71.
1941. CAULLERY (M.). — Sur la détermination du sexe chez les Isopodes Epicarides. *C. R. Ac. Sc.*, t. 212, pp. 108-112.
1952. CHAMBERS (E. G.). — Statistical Calculation for Beginners. Cambridge University Press.
1929. CHAMPY (Chr.). — La croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires. Son importance biologique. Applications pratiques de ses lois. *Ann. Sc. Nat.*, Sér. 10, Zool., 12, pp. 193-244.
1952. CHARNIAUX (H.). — Castration chirurgicale chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) et déterminisme des caractères sexuels secondaires. Premiers résultats. *C. R. Ac. Sc.*, t. 234, pp. 2570-72.
1953. — Étude du déterminisme des caractères sexuels secondaires par castration chirurgicale et implantation d'ovaire chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*). *C. R. Ac. Sc.*, t. 236, pp. 141-143.
- 1954 a. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Implantation de gonades de sexe opposé à des mâles et des femelles chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*). *C. R. Ac. Sc.*, t. 238, pp. 953-955.
- 1954 b. — Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. *C. R. Ac. Sc.*, t. 239, pp. 780-782.
- 1954 a. CORNUBERT (G.). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la ponte des femelles du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *C. R. Ac. Sc.*, t. 238, pp. 952-953.
- 1954 b. — Note préliminaire sur l'existence de caractères sexuels externes périodiques chez les femelles du Crabe *Pachygrapsus marmoratus*. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 51, n° 1050, pp. 1-6.
1952. CORNUBERT (G.), DEMEUSY (N.) et VEILLET (A.). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement des caractères sexuels externes des Décapodes Brachyours *Carcinus maenas* Pennant et *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *C. R. Ac. Sc.*, t. 234, pp. 1405-7.

1921. COURRIER (R.). — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Arthropodes. *C. R. Ac. Sc.*, t. **173**, p. 668.
1935. DAY (J. H.). — Heterogonic Growth in the Abdomen of *Carcinus maenas*. *Rep. Dove Mar. Lab.*, III, 3, pp. 49-59.
- 1953 a. DEMEUSY (N.). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement de l'appareil génital mâle de *Carcinus maenas* Pennant. *C. R. Ac. Sc.*, t. **236**, pp. 974-975.
- 1953 b. — Comparaison biologique de deux populations de *Carcinus maenas* Pennant : mue de puberté. *C. R. Ac. Sc.*, t. **236**, pp. 1203-5.
1955. — Implantations d'organes génitaux chez le Crabe *Carcinus maenas* Pennant, *C. R. Ac. Sc.*, t. **240**, pp. 1147-1150.
1954. DEMEUSY (N.) et LENEL (R.). — Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur la fréquence de la ponte chez *Carcinus maenas* Pennant. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXLVIII, p. 156.
1952. DEMEUSY (N.) et VEILLET (A.). — Déclenchement de la ponte chez *Carcinus maenas* Pennant par ablation des pédoncules oculaires. *C. R. Ac. Sc.*, t. **234**, pp. 1224-6.
1953. — Sur l'existence de deux populations de *Carcinus maenas* Pennant et sur les caractères morphologiques qui les distinguent. *C. R. Ac. Sc.*, t. **236**, pp. 1088-1090.
1950. DOHRN (P. F. R.). — Studi sulla *Lysmata seticaudata* Risso (Hyppolitidae). I. — Le condizioni normali della sessualita in natura. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **22**, pp. 257-272.
1933. DRACH (P.). — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours. Cas de *Portunus puber*. *C. R. Ac. Sc.*, t. **197**, pp. 93-95.
1934. — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours : discontinuité chez *Carcinus maenas* Pennant. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXVI, pp. 138-141.
1936. — Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les Brachyours. *C. R. Ac. Sc.*, t. **203**, pp. 820-23.
1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, t. XIX, pp. 103-391.
1944. — Étude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, t. **78**, pp. 40-61.
1947. — Lumière, glande du sinus et vitesse de parcours des intermues chez *Leander serratus* (Pennant). *C. R. Ac. Sc.*, t. **225**, pp. 1376-78.
1949. — Périodes de mue chez un Crustacé à croissance lente (*Xantho fl.* Montagu) dans le district septentrional de son aire de répartition. *C. R. Ac. Sc.*, t. **228**, pp. 128-130.
1935. EKMAN (S.). — Tiergeographie des Meeres. Akademische verlagsgesellschaft M. B. H., Leipzig.
1935. FISHER (R. A.). — Statistical Methods for Research Workers. Oliver and Boyd, Londres.
1943. FISHER (R. A.) et YATES (F.). — Statistical tables for biological, agricultural and medical research, London and Edinburgh.
1954. FRENTZ (R.). — Quelques données biométriques sur la population de *Carcinus maenas* Pennant de l'Étang de Thau. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, **51**, n° 1035.
1953. FRENTZ (R.) et VEILLET (A.). — Teneur en lipides et déterminisme des

- caractères sexuels externes chez le Crabe *Carcinus maenas* Pennant, parasité par le Rhizocéphale *Sacculina carcini* Thompson. *C. R. A. Sc.*, t. 236, pp. 2168-2170.
1886. GIARD (A.). — De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels de leurs hôtes. *C. R. Ac. Sc.*, t. 103.
1887. — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés Décapodes. *Bull. Sc. Fr. Belg.*, n° 1-2, pp. 1-28.
1887. GIARD (A.) et BONNIER (J.). — Contribution à l'étude des Bopyriens. *Trav. Inst. Zool. Lille et Labor. Zool. Mar. Wimereux*, t. V, pp. 1-250.
1911. GOLDSCHMIDT (R.). — Le déterminisme du sexe et de l'intersexualité. Paris, Alcan.
1931. GRAVIER (Ch.). — La ponte et l'incubation chez les Crustacés. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, Sér. 10, XIV.
1953. GUYSELMAN (J. B.). — An analysis of the molting process in the Fiddler Crab *Uca pugnator*. *Biol. Bull.*, 104, n° 2.
1926. HAEMMERLI-BOVERI (V.). — Ueber die Determination der sekundären Geschlechtsmerkmale (Brutsackbildung) der weiblichen Wasserassel durch das Ovar. *Zeitsch. f. wiss. Biol.*, Abt. C, Physiol., 4, pp. 668-698.
1939. HANSTRÖM (B.). — Hormones in Invertebrates. The Clarendon Press, Oxford, 198 p.
1947. — The brain, the sense organs, and the incretory organs of the head in the Crustacea Malacostraca. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl.*, N. F., 58, pp. 1-44.
1953. — Neurosecretory Pathways in the head of Crustaceans Insects and Vertebrates. *Nature*, 171, n° 4341, p. 72.
1896. HERRICK (F. H.). — The American Lobster. *Bull. U. S. Fish. Comm.*, XV, p. 1.
1941. HESS (W. N.). — Factors influencing molting in the Crustacean (*Crangon armillatus*). *Biol. Bull.*, 81, pp. 215-220.
1948. HOESTLAND (H.). — Recherches sur la biologie de l'*Eriocheir sinensis* en France (Crustacé Brachyoure). *Ann. Inst. Océan. Monaco*, t. XXIV, Fasc. I.
1924. HUXLEY (J. S.). — The variations in the width of the abdomen in immature Fiddler-Crab considered in relation to its relative growth-rate. *Amer. Natur.*, t. LVIII, pp. 468-475.
1931. — Notes on differential growth. *Amer. Natur.*, t. LXV, pp. 289-315.
1931. HUXLEY (J. S.) et RICHARD (O. W.). — Relative Growth of the Abdomen and Carapace of the Shore-Crab *Carcinus maenas*. *J. Mar. Biol. Assoc.*, t. XVII, pp. 1001-1015.
1936. HUXLEY (J. S.) et TEISSIER (G.). — Terminology of Relative Growth. *Nature*, G. B., t. CXXXVI, pp. 780-781.
1947. KLEINHOLZ (L. H.). — A method for removal of the sinus gland from the eyestalks of Crustaceans. *Biol. Bull. Wood's Hole*, 93, pp. 52-55.
1941. KLEINHOLZ (L. H.) et BOURQUIN (E.). — Effects of eyestalk removal on decapod crustaceans. *Proc. nat. Acad. Sci.*, Washington, 27, pp. 145-9.
1940. KNOWLES (F. G. W.) et CALLAN (H. G.). — A change in the chromatophore pattern of Crustacea at sexual maturity. *J. exp. Biol.*, 17, pp. 262-266.

1930. KOLLER (G.). — Calcium exchange in Crustacean molt. *Zeitschr. vergl. Physiol.*, **12**, pp. 632-667.
1921. LA VAUX (R. de). — L'intersexualité chez un Crustacé cladocère *Daphnia atkinsoni* Baird. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, LV.
1928. LEBOUR (M. V.). — The larval Stages of the Plymouth Brachyura. *Proc. Zool. Soc. London*, Part 2, pp. 473-560.
1949. LEGRAND (H.). — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Orchestia gammarella* Pallas. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **83**, n° 2, pp. 158-176.
- 1954 a. LEGRAND (J. J.). — Induction des caractères sexuels secondaires mâles chez les femelles des Crustacés Isopodes terrestres par implantation testiculaire. Premiers résultats. *C. R. Ac. Sc.*, **238**, pp. 2030-32.
- 1954 b. — Étude expérimentale de la différenciation du sexe chez les Crustacés Isopodes terrestres par implantation homoplastique et hétéroplastique d'ovaires chez les mâles. *C. R. Ac. Sc.*, t. **239**, p. 108.
1955. — Rôle endocrinien du tissu nourricier dans le testicule des Crustacés Isopodes terrestres. *C. R. Ac. Sc.*, t. **240**, pp. 120-122.
1924. LEGUEUX (M. L.). — Caractère sexuel temporaire chez *Gammarus duebenii* Lilj. *C. R. Ac. Sc.*, t. **178**, pp. 659-661.
1951. LELOUP (J.) et OLIVEREAU (M.). — Données biométriques comparatives sur la Roussette (*Scyllium canicula* L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, **2**, n° 2, pp. 182-209.
1951. LENEL (R.) et VEILLET (A.). — Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur les pigments caroténoïdes du Crabe *Carcinus maenas* Pennant. *C. R. Ac. Sc.*, t. **233**, p. 1064.
1860. LEREBoullet (M.). — Recherches sur le mode de fixation des œufs aux fausses pattes abdominales des Écrevisses. *Ann. Sc. nat., Zool.*, (4), XIV, p. 359.
1933. LE ROUX (M. L.). — Croissance. Reproduction. Déterminisme des caractères sexuels secondaires. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, Suppl. XVI, ou Thèse Paris.
1949. L'HERITIER (Ph.). — Les méthodes statistiques dans l'expérimentation biologique. C.N.R.S., Paris.
1940. LLOYD (A. J.) et YONGE (C. M.). — Correlation between Egg-carrying Setae and Cement Glands in Decapod Crustacea. *Nature*, **146**, p. 334.
1942. MAC KAY (D. C. G.). — Relative growth of the European Edible-Crab *Cancer pagurus*. I. — Growth of the Carapace. *Growth*, VI, pp. 251-258.
1943. — Relative growth of the European Edible-Crab *Cancer pagurus*. II. — Growth of the Abdomen. *Growth*, VII, pp. 217-226.
1935. MAC KAY (D. C. G.) et WEYMOUTH (F. W.). — The growth of the Pacific edible crab *Cancer magister* Dana. *Journ. Biol. Board. Canada*, vol. I, n° 3, pp. 191-212.
1952. MATSUMOTO (K.). — On the sacculinization of *Charybdis japonica* (A. Milne-Edwards). *Biol. Journ. Okayama Univ.*, I, n° 1-2, pp. 84-89.
1954. — Neurosecretion in the thoracic ganglion of the crab *Eriocheir japonicus*, *Biol. Bull.*, **106**, n° 1, pp. 60-68.
1912. MEGUŠAR (F.). — Experimente über den Farbwechsel der Crustaceen. *Arch. Entw. Mech.*, **33**, pp. 462-665.
1933. MIYASHITA (Y.). — Remarks on the secondary sexual characters of Brachyura. *Annot. Zool. Japon*, **14**.

1923. MORGAN (T. H.). — The development in the Fiddler Crab. Further evidence on variation in the width of the abdomen in immature Fiddler Crab. *Amer. Nat.*, t. LVII, pp. 269-283.
1933. MORI (Y.). — Kastrationversuche bei Cladoceren. I. — Die Entwicklung der sekundären Sexuelkaraktere bei radium betrabter Männchen von *Daphnia magna*. *Zeischr. wiss. Zool.*, 144, pp. 289-361, 573-612.
1932. NOUVEL (L.). — Les caractères sexuels secondaires de l'abdomen des Crustacés Natantia. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Sér. 2, t. 4, n° 4.
1935. OKADA (Y.) et MIYASHITA (Y.). — Sacculinization in *Eriocheir japonicus* de Haan, with Remarks on the Occurence of complete Sex-reversal in Parasitized Male Crabs. *Mém. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.*, Sér. B, 10.
1928. OORDT (G. J. VAN). — Ueber die Abhängigkeit der Geschlechtsunterschiede von der Geschlechtsdrüse bei der Krabbe *Inachus*. *Zool. Anz.*, 76.
1936. ORTON (S. H.). — Experiments in the Sea on Rate of Growth of some Crustacea Decapoda. *Journ. Mar. Biol. Ass.*, XX, 3, pp. 673-689.
1943. PANOUSE (J. B.). — Influence de l'ablation du pédoncule oculaire sur la croissance de l'ovaire chez la Crevette *Leander serratus*. *C. R. Ac. Sc.*, t. 217, pp. 553-555.
1944. — L'action de la glande du sinus sur l'ovaire chez la Crevette *Leander*. *C. R. Ac. Sc.*, t. 218, pp. 293-294.
1946. — Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. L'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la Crevette *Leander serratus*. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 23, pp. 65-147.
- 1951 a. PASSANO (L. M.). — The X-organ sinus gland neurosecretory system in Crabs. *Anat. Rec.*, III, p. 502.
- 1951 b. — The X-organ a neurosecretory gland controlling moulting in Crabs. *Anat. Rec.*, III, p. 559.
1953. — Neurosecretory control of molting in crabs by the X-organ sinus gland complex. *Physiol. Comp. Ecol.*, III, pp. 156-189.
1926. PEREZ (Ch.). — Sur quelques caractères sexuels secondaires chez les Galathées. *C. R. Ac. Sc.*, t. 183.
1927. — Évolution postlarvaire des pléopodes chez les Galathées. *C. R. Ac. Sc.*, t. 184.
1928. — Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyours. *C. R. Ac. Sc.*, t. 186, p. 461.
- 1929 a. — Sur quelques caractères sexuels des Crustacés Décapodes. Caractères sexuels chez un Crabe Oxyrhynque (*Macropodia rostrata* L.). *C. R. Ac. Sc.*, t. 188, p. 91.
- 1929 b. — Différences sexuelles dans l'ornementation et dans le système pigmentaire chez un Crabe Oxyrhynque (*Macropodia rostrata* L.). *C. R. Ac. Sc.*, t. 188, p. 271.
1933. — Sur les changements morphologiques accompagnant le décrochage de l'abdomen chez *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *C. R. Soc. Biol.*, t. 113, pp. 866-1027.
1933. PETERS (N.), PANNING (A.) et SCHNAKENBECK (W.). — Die Chinesische Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) in Deutschland. *Zool. Anz.*, 104 (Ergänzungsband), 180 p.
1890. PFEFFER (G.). — Ueber einen Dimorphismus bei den Weibchen der Portuniden. *Jahrb. Hamb. Wiss. Anst.*, VII, pp. 125-129.

1906. POTTS (F. A.). — Modification of the sexual characters of the Hermit Crab caused by the parasite *Peltogaster*. *Qu. J. Mic. Sc.*, **50**.
1917. PRZIBRAM (H.). — Transitäre Sherenformen der Winterkrabbe *Gelasimus pugnax*. *Arch. f. Entw. Mec.*, t. **34**.
1940. REEVE (E.). — Relative growth in the snout of anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics. *Proc. Zool. Soc. London*, Sér. A, **110**, pp. 47-80.
1949. REINHARD (E. G.). — Experiments on the determination and differentiation of sex in the Bopyrid *Stegophryxus hyptius* Thompson. *Biol. Bull.*, **96**, pp. 17-31.
1933. REMOTTI (E.). — Il problema sistematico del gen *Mullus* L. e soi aspetti endocrini. *Bull. Mus. e. Labor. Zool. Univ. Genova*, **13**, n° 69, pp. 1-20.
1890. RETZIUS (G.). — Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. *Biol. Unt.*, Stockholm, N. F., I, pp. 1-50.
1947. REVERBERI (G.). — Ancora sulla trasformazione sperimentale del sesso nei Bopiridi. La trasformazione delle femmine giovanili in maschi. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **21**, pp. 83-93.
1942. REVERBERI (G.) et PITOTTI (M.). — Il ciclo biologico e la determinazione fenotipica del sesso di *Ione thoracica* Montagu, Bopiride parassita di *Callianassa laticauda* Otto. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **19**, pp. 111-184.
1954. RUDLOFF (O.) et VEILLET (A.). — Influence du Rhizocéphale *Septosaccus cuenoti* sur le métabolisme lipidique du Pagure *Diogenes pugilator*. *C. R. Soc. Biol.*, t. **148**, pp. 1464-67.
1953. SCHARER (B.). — Comparative physiology of invertebrate endocrines. *Ann. Rev. Physiol.*, **15**, pp. 457-472.
1944. SCHARER (B.) et SCHARER (E.). — Neurosecretion. VI. — A comparison between the intercerebralis-cardiacum-allatum system of the Insects and the hypothalamo-hypophyseal system of the Vertebrates. *Biol. Bull.*, **87**, pp. 242-251.
1942. SCUDAMORE (H. H.). — Hormonal regulation of molting and some related phenomena in the Crayfish *Cambarus immunis*. *Anat. Rec.*, **84**, pp. 514-5.
1947. — The influence of the sinus glands upon molting and associated changes in the Crayfish. *Physiol. Zool.*, **20**, pp. 187-208.
1948. — Factors influencing molting and the sexual cycles in the Crayfish. *Biol. Bull.*, **95**, n° 2, pp. 229-237.
1935. SHEN (C. S.). — An investigation of the post-larval development of the shore-crab *Carcinus maenas* with special reference to the external secondary sexual characters. *Proc. Zool. Soc. London*, I, pp. 1-33.
1910. SMITH (G.). — Studies in the experimental analysis of sex. P. 2. On the correlation between primary and secondary characters. *Qu. J. Micr. Sc.*, **54**, pp. 577-604.
1912. — Studies in the experimental analysis of sex. P. 7. Sexual changes in the blood and Liver of *Carcinus maenas*. *Qu. J. Micr. Sc.*, **57**.
1913. — Studies in the experimental analysis of sex. P. 10. The effect of *Sacculina* on the storage of fat and glycogen, and on the formation of pigment by its host. *Qu. J. Micr. Sc.*, **59**.
1940. SMITH (R. I.). — Studies on the effect of eyestalk removal upon young crayfish (*Cambarus clarkii* Girard). *Biol. Bull.*, **79**, pp. 145-152.

1922. SOLLAUD (Ed.). — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés Décapodes de la famille des *Palemoninae*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, Suppl. V.
1951. SPAETH (F. W.). — The influence of acanthocephalan parasites and radium emanations on the sexual characters of *Hyaella* (Crustacea Amphipoda). *J. Morphol.*, **88**, n° 2, pp. 361-383.
1888. STAMATI (G.). — Sur l'opération de la castration chez l'Écrevisse. *Bull. Soc. Zool. France*, **13**.
1952. STEPHENS (G. C.). — The Control of Cement Gland Development in the Crayfish *Cambarus*. *Biol. Bull.*, **103**, n° 2, pp. 242-258.
1952. STEPHENS (G. J.). — Mechanisms regulating the reproductive cycle in the crayfish *Cambarus*. I. — The female cycle. *Physiol. Zool.*, **25**, pp. 70-83.
1941. TACK (P. I.). — The life history and ecology of the crayfish *Cambarus immunitis* Hagen. *Amer. Midl. Nat.*, **25**, pp. 240-246.
1944. TAKEWAKI (K.) et NAKAMURA (N.). — The effects of gonadectomy on the sex characters of *Armadillidium vulgare* an isopod crustacean. *J. Fac. Sci. Tokyo, Imp. Univ.* (4), **6**, pp. 368-382.
1931. TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, Fasc. **9**, pp. 102-106.
1933. — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **67**, Fasc. 4, pp. 401-444.
1934. — Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. Hermann, 39 p.
- 1935 a. — Les procédés d'étude de la croissance relative. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **60**, pp. 292-307.
- 1935 b. — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado*. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, XIII, pp. 93-130.
1936. — Formes locales d'une même espèce. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.* (2), **3**, pp. 627-634.
1937. — Comparaison biométrique de deux espèces du genre *Maia*. *C. R. Ac. Sc.*, t. **204**, pp. 67-70.
1924. VANDEL (A.). — Le déterminisme du développement des oostégites des Isopodes et des caractères sexuels secondaires temporaires des Crustacés. *C. R. Ac. Sc.*, t. **178**, pp. 974-976.
1925. — Recherches sur la sexualité des Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **59**.
1945. VEILLET (A.). — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Épicarides. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, t. XXII, pp. 193-341.
1953. VEILLET (A.), CORNUBERT (G.) et DEMEUSY (N.). — Hypothèses sur l'influence des pédoncules oculaires sur le déterminisme des caractères sexuels externes des Crustacés Décapodes. *C. R. Soc. Biol.*, t. **147**, pp. 1264-1265.
1951. VEILLET (A.) et DEMEUSY (N.). — Utilisation des Matières plastiques dans les Installations d'élevage d'Animaux marins. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, **48**, n° 987.
1955. VERNET-CORNUBERT (G.) et DEMEUSY (N.). — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes des femelles pubères de *Carcinus maenas* et de *Pachygrapsus marmoratus*. *C. R. Ac. Sc.*, t. **240**, pp. 360-361.

1951. WELSH (J. H.). — New evidence concerning the source and action of the eyestalk hormone. *Anat. Rec.*, III, p. 441.
1936. WEYMOUTH (F. W.) et MAC KAY (D. C. G.). — Analysis of the relative Growth of the Pacific edible Crab *Cancer magister*. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 257-280.
1938. WILLIAMS (G.) et NEEDHAM (A. E.). — On relative growth in *Pinnotheres pisum*. *Proc. Zool. Soc. London*, t. CVIII, pp. 539-556.
1941. — Metric variations in populations of *Carcinus maenas*. *J. Mar. Biol. Ass.*, XXV, pp. 261-281.
1903. WILLIAMSON (H. C.). — On the larval and early young stages and rate of growth of the shore Crab *Carcinus maenas*. *Ann. Rpt Fish. Bd Scot.*, XXI, Pt III, pp. 136-179.
1904. — Contributions to the Life-histories of the Edible Crab (*Cancer pagurus*) and of other Decapod Crustacea : Impregnation, Spawning, Casting, Distribution, Rate of Growth. *Ann. Rpt Fish. Bd Scot.*, XXIIInd, Pt III, p. 100.
1937. YONGE (C. M.). — The Nature and Significance of the Membrane surrounding the Developing Eggs of *Homarus vulgaris* and other Decapoda. *Proc. Zool. Soc. London*, A, 107, pp. 499-517.

TABLEAUX EXPÉRIMENTAUX

Tableau I.

MENSURATIONS RELATIVES A 12 FEMELLES SUIVIES EN ÉLEVAGE.

N° d'ordre	Dates de mue et de ponte	Céphalothorax		Abdomen				Pince long.
		Longueur	Largeur	III	V	R	VI	
40 b	20-7-1950	8,92	11,38	47,00	34,00	1,38	2,07	3,76
	30-7-1950	11,61	15,00	63,00	46,00	1,36	2,84	4,92
	12-8-1950	15,00	17,80	87,00	67,00	1,29	4,07	6,46
	7-9-1950							
	16-10-1950							
	accouplement	24,80	32,10	157,00	139,00	1,12	8,76	11,07
	14-11-1951							
	ponte	-	-	-	-	-	-	-
	7-5-1951	<u>30,00</u>	<u>42,30</u>	<u>157,00</u>	<u>145,00</u>	<u>1,08</u>	<u>13,00</u>	<u>13,20</u>
35 b	16-7-1950	10,23	12,76	57,00	40,00	1,39	2,50	4,46
	17-8-1950	13,38	15,70	72,00	55,00	1,30	3,46	5,69
	26-8-1950	16,40	20,80	101,00	80,00	1,26	5,00	7,84
	5-10-1950	21,60	27,50	137,00	114,00	1,20	7,23	10,30
	19-4-1951	<u>27,80</u>	<u>35,60</u>	<u>202,00</u>	<u>183,00</u>	<u>1,10</u>	<u>10,90</u>	<u>12,70</u>
		33,2	43,00	17,30	16,30	1,06	13,20	15,40
44 b	13-7-1950	8,07	10,38	46,00	33,00	1,39	2,00	3,46
	22-7-1950	10,61	13,23	58,00	43,00	1,34	2,61	4,61
	2-8-1950	13,61	16,40	79,00	59,00	1,33	3,69	6,00
	20-8-1950	17,20	21,80	106,00	83,00	1,27	5,07	8,00
	18-9-1950							
	accouplement	22,90	29,20	146,00	118,00	1,23	7,30	10,92
	14-2-1951							
	ponte	-	-	-	-	-	-	-
	3-10-1951	<u>30,00</u>	<u>39,00</u>	<u>15,10</u>	<u>13,60</u>	<u>1,11</u>	<u>11,20</u>	<u>14,07</u>
		37,00	47,20	19,10	17,40	1,09	14,20	16,40
6 b	9-7-1950	7,46	9,15	41,00	28,00	1,46	1,69	3,07
	22-7-1950	8,92	11,15	49,00	35,00	1,40	2,23	4,00
	6-8-1950	12,15	14,30	67,00	50,00	1,34	3,15	5,23
	26-8-1950	15,30	19,70	92,00	73,00	1,31	4,53	7,15
	3-10-1950	20,30	25,40	125,00	103,00	1,21	6,76	9,69
	5-4-1951	<u>26,10</u>	<u>33,70</u>	<u>178,00</u>	<u>161,00</u>	<u>1,10</u>	<u>10,30</u>	<u>12,23</u>
	20-8-1951	32,50	41,00	14,90	13,90	1,06	12,20	14,20

-Nombres soulignés d'un trait = longueur de l'animal après sa mue de puberté.
 --' = longueur mesurée sur l'animal vivant.

Tableau I (suite).

MENSURATIONS RELATIVES A 12 FEMELLES SUIVIES EN ÉLEVAGE.

N° d'ordre	Dates de mue et de ponte	Céphalothorax		Abdomen				Pince
		Longueur	Largeur	III	V	R	VI	Long.
34 b	11-7-1950	9,15	11,30	51,00	36,00	1,41	2,30	3,92
	24-7-1950	10,92	13,30	58,00	43,00	1,36	2,69	4,61
	8-8-1950	13,84	16,60	78,00	58,00	1,33	3,69	5,92
	30-8-1950	17,50	21,90	105,00	82,00	1,30	5,23	7,76
	3-10-1950							
	accouplement	22,40	28,00	141,00	117,00	1,21		10,23
	19-4-1951							
	ponte	-	-	-	-	-	-	-
	6-7-1951	<u>29,00</u>	<u>37,50</u>	<u>200,00</u>	<u>184,00</u>	<u>1,08</u>	<u>11,46</u>	<u>13,23</u>
	8-9-1951	34,00	43,70	17,60	16,10	1,05	13,40	15,00
31 b	18-7-1950	10,30	12,69	56,00	40,00	1,40	2,46	4,38
	31-7-1950	13,07	15,50	72,00	53,00	1,36	3,38	5,69
	20-8-1950	16,30	20,40	98,00	74,00	1,32	4,76	7,46
	19-9-1950							
	accouplement	20,70	26,20	128,00	103,00	1,30	6,46	9,61
	31-10-1950	<u>26,40</u>	<u>33,90</u>	<u>175,00</u>	<u>153,00</u>	<u>1,14</u>	<u>9,76</u>	<u>12,07</u>
	7-5-1951	31,00	40,50	15,60	14,60	1,06	12,00	13,30
	3-10-1951	38,80	50,30	19,80	19,00	1,04	16,00	16,80
41 b	14-7-1950	10,30	13,30	60,50	43,50	1,40	2,65	4,46
	26-7-1950	13,15	16,90	74,00	54,00	1,36	3,65	6,07
	11-8-1950	17,80	22,70	112,00	84,00	1,33	5,23	8,30
	15-9-1950							
	accouplement	23,70	30,30	155,00	127,00	1,23	7,61	11,00
	11-11-1950	<u>29,50</u>	<u>37,40</u>	<u>196,00</u>	<u>173,00</u>	<u>1,13</u>	<u>11,38</u>	<u>14,30</u>
	17-12-1950							
	mort	35,60	45,90	18,40	17,20	1,06	15,00	16,40
45 b	26-7-1950	9,15	11,61					
	7-8-1950	11,92	15,00	70,00	52,00	1,34	3,23	5,38
	25-8-1950	16,00	20,40	93,00	73,00	1,28	4,69	7,15
	21-9-1950							
	accouplement	20,50	27,30	141,00	117,00	1,21	6,92	9,69
	18-11-1950	<u>27,00</u>	<u>35,70</u>	<u>180,00</u>	<u>160,00</u>	<u>1,12</u>	<u>10,90</u>	<u>12,69</u>
	26-1-1951							
	mort	32,80	42,50	17,00	16,40	1,03	13,50	14,40

- Nombres soulignés d'un trait = longueur de l'animal après sa mue de puberté.

Tableau. I (suite).

MENSURATIONS RELATIVES A 12 FEMELLES SUIVIES EN ÉLEVAGE.

N° d'ordre	Dates de mue et de ponte	Céphalothorax		Abdomen				Pince long.
		Longueur	Largeur	III	V	R	VI	
39 b	13-7-1950	9,30	11,30	55,50	40,00	1,40	2,35	4,00
	26-7-1950	11,92	14,70	71,50	53,00	1,34	3,38	5,10
	11-8-1950	15,40	19,30	93,00	70,00	1,33	4,46	6,70
	13-9-1950							
	accouplement	20,00	25,20	125,00	96,00	1,30	6,23	9,00
	31-10-1950	<u>25,60</u>	<u>31,70</u>	<u>172,00</u>	<u>148,00</u>	<u>1,16</u>	<u>9,61</u>	<u>11,60</u>
	19-12-1950 mort	30,50	38,00	15,20	14,50	1,04	12,20	13,00
43 b	20-7-1950	9,30	11,30			1,38	2,30	4,07
	2-8-1950	12,30	14,40			1,34	3,23	5,40
	21-8-1950	15,80	20,00			1,30	4,53	7,20
	14-9-1950							
	accouplement	21,20	26,80			1,20	7,38	9,90
	23-10-1950	<u>27,40</u>	<u>34,60</u>			<u>1,11</u>	<u>11,23</u>	<u>13,00</u>
	31-1-1951 mort	34,20	43,30			1,09	14,00	15,50
77 b	16-7-1950	11,46	14,46	66,00	47,00	1,40	2,90	4,92
	7-8-1950	14,40	18,30	86,00	64,00	1,34	4,00	6,38
	31-8-1950	19,30	24,50	118,00	90,00	1,31	5,70	8,84
	12-10-1950							
	accouplement	25,00	32,90	158,00	128,00	1,23	8,15	11,84
	24-11-1950							
	mort	<u>31,40</u>	<u>41,60</u>	<u>15,60</u>	<u>14,60</u>	<u>1,07</u>	<u>11,90</u>	<u>14,20</u>
52 b	21-7-1950	9,84	12,61	55,00	40,00	1,37	2,53	4,30
	2-8-1950	12,90	16,00	73,00	55,00	1,32	3,53	5,46
	17-8-1950	16,00	20,90	101,00	79,00	1,27	4,92	7,30
	16-9-1950							
	accouplement	21,00	28,00	141,00	115,00	1,22	7,38	9,76

- Nombres soulignés d'un trait = longueur de l'animal après sa mue de puberté.

Tableau I bis.

MOYENNES DES MENSURATIONS CONCERNANT CHAQUE ORGANE ET CHAQUE STADE.

	Céphalothorax		Abdomen		Pince
	Longueur	Largeur	R	VI	Longueur
1	10,23	12,76	1,39	2,30	4,46
	8,07	10,38	1,39	1,69	3,46
	7,46	9,15	1,46	2,00	3,07
	9,15	11,30	1,41	2,50	3,92
	Moy. 8,72	Moy. 10,89	Moy. 1,41	Moy. 2,12	Moy. 3,72
2	11,46	11,38	1,40	2,53	4,92
	9,30	12,76	1,38	2,90	4,46
	9,30	13,23	1,40	2,30	4,61
	10,30	11,15	1,39	2,38	4,00
	10,30	13,30	1,40	2,65	4,61
	10,92	12,69	1,36	2,46	4,38
	8,92	13,30	1,40	2,69	4,46
	10,61	11,61	1,34	2,23	4,00
	9,84	11,30	1,37	2,61	4,07
	13,15	11,30	1,29	2,50	4,92
	8,92	14,46	1,38	2,07	4,30
	-	12,61	-	-	-
	Moy. 10,27	Moy. 12,42	Moy. 1,37	Moy. 2,48	Moy. 4,43
3	11,61	15,00	1,36	3,53	6,46
	13,38	15,70	1,30	4,00	5,69
	12,90	16,40	1,32	3,23	6,00
	13,61	14,30	1,33	3,38	5,23
	12,15	16,60	1,34	3,23	5,92
	13,84	15,50	1,33	3,65	5,69
	13,07	16,90	1,36	3,38	6,07
	13,15	15,00	1,36	3,69	5,38
	11,70	14,70	1,34	3,15	5,10
	11,70	14,40	1,35	3,69	5,40
	12,30	18,30	1,34	3,46	6,38
	14,40	16,00	1,34	2,84	5,46
	Moy. 12,81	Moy. 15,70	Moy. 1,33	Moy. 3,43	Moy. 5,73
4	15,00	17,80	1,29	5,00	7,84
	16,40	20,80	1,26	4,53	8,00
	16,00	21,80	1,27	5,07	7,15
	17,20	19,70	1,27	5,23	7,76
	15,30	21,90	1,31	4,76	7,46
	17,50	20,40	1,30	5,23	8,30
	16,30	22,70	1,32	4,69	7,15
	17,80	20,40	1,33	4,46	6,70
	16,00	19,30	1,28	4,53	7,20
	15,60	20,00	1,33	5,70	8,84
	15,80	24,50	1,30	4,92	7,30
	19,30	20,90	1,31	-	-
	Moy. 16,51	Moy. 20,80	Moy. 1,29	Moy. 4,91	Moy. 7,60

N° 1, 2, 3 et 4 = N° des groupes de mesures qui correspondent à chacun des 4 stades précédant le stade prépubère.

Tableau I bis (suite).

MOYENNES DES MENSURATIONS CONCERNANT CHAQUE ORGANE ET CHAQUE STADE.

	Céphalothorax		Abdomen		Pince
	Longueur	Largeur	R	VI	Longueur
5	24,80	32,10	1,19	8,70	11,07
	21,60	27,50	1,20	7,23	10,30
	22,90	29,20	1,22	7,30	10,92
	20,30	25,40	1,23	6,76	9,69
	22,40	28,00	1,21	6,46	10,23
	20,70	26,20	1,21	7,61	9,61
	23,70	30,30	1,30	6,92	11,00
	20,50	27,30	1,23	6,23	9,69
	20,00	25,20	1,21	7,38	9,00
	21,20	26,80	1,30	8,15	9,90
	25,00	32,90	1,20	7,38	11,84
	21,00	28,00	1,23	-	9,76
	Moy. 22,01	Moy. 28,20	Moy. 1,22	Moy. 7,28	Moy. 10,25
6	31,40	42,30	1,05	13,00	13,70
	27,40	35,60	1,13	10,90	12,70
	27,00	39,00	1,12	11,20	14,07
	29,50	33,70	1,13	10,30	12,23
	26,40	37,50	1,13	11,46	13,23
	29,00	33,90	1,08	9,76	12,07
	26,10	37,40	1,10	11,38	14,30
	30,00	35,70	1,11	10,90	12,69
	27,80	31,70	1,10	9,61	11,60
	33,00	34,60	1,08	11,23	13,00
	-	41,60	-	11,90	14,20
	Moy. 28,76	Moy. 36,60	Moy. 1,10	Moy. 11,06	Moy. 13,94
7	33,20	43,00	1,06	13,20	15,40
	37,00	47,20	1,09	14,20	16,40
	32,50	41,00	1,06	12,20	14,20
	34,00	43,70	1,05	13,40	15,00
	31,00	40,50	1,06	12,00	13,30
	35,60	45,90	1,06	15,00	16,40
	32,80	42,50	1,03	13,50	14,40
	30,50	38,00	1,04	12,20	13,00
	34,20	43,30	1,09	14,00	15,50
	Moy. 33,42	Moy. 42,70	Moy. 1,06	Moy. 13,30	Moy. 14,80

N° 5, 6, 7 = N° des groupes de mesures qui correspondent aux stades prépubère, pubère et au premier stade postpubère.

Tableau II.

JEUNES STADES SUIVIS EN ÉLEVAGE A SÈTE (1952)
POUR LA DÉTERMINATION DU RANG DE LA MUE DE PUBERTÉ.

Nombre d'animaux	Stade	Répartition des mues et des sexes		
		Nombre d'animaux	Sexe	Nbre de mues subies par chaque anim.
28	mégalope	26	♂	1
		2	♂	2
11	stade 1	2	♂	1
		7	♂	2
		1	♀	10
		1	♀ accoupl.	12
25	stade 2	5	♂	1
		8	♂	2
		3	♂	3
		1	♂	4
		1	♀	7
		1	♂	9
		4	3♂ + 1♀ acc.	10
		1	♂	11
11	stade (?)	1	♀ accoupl.	12
		1	♂	3
		1	♂	4
		3	2♂ + 1♀	6
		4	3♂ + 1♀ acc.	7
		1	♀ accoupl.	8
		1	♂	9

Tableau III.

LONGUEUR CÉPHALOTHORACIQUE DES FEMELLES
SUIVIES EN ÉLEVAGE A SÈTE (1952)
POUR LA DÉTERMINATION DU RANG DE LA MUE DE PUBERTÉ.

Stade	29 ^I		31 ^I		20 ²		5 ²	
	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur
I	20-4-52	1,57	21-4-52	1,57	-	-	-	-
II	8-5-52	1,85	6-5-52	1,92	23-4-52	2,14	20-4-52	2,14
III	28-5-52	2,28	24-5-52	-	11-5-52	2,57	5-5-52	2,64
IV	4-6-52	2,85	11-6-52	2,85	27-5-52	3,00	20-5-52	3,07
V	12-6-52	3,85	22-6-52	3,71	4-6-52	3,35	31-5-52	3,78
VI	27-6-52	4,78	2-7-52	4,64	13-6-52	4,14	13-6-52	4,64
VII	6-7-52	5,85	13-7-52	5,71	25-6-52	5,21	23-6-52	5,85
VIII	17-7-52	7,28	23-7-52	7,35	2-7-52	6,57	2-7-52	7,28
IX	27-7-52	9,28	4-8-52	9,50	10-7-52	8,42	13-7-52	9,42
X	13-8-52	12,00	22-8-52	12,40	21-7-52	10,90	25-7-52	12,20
XI	-	15,40	21-9-52	16,00	5-8-52	14,00	18-8-52	15,80
XII	-	-	2-11-52	<u>21,50</u>	4-9-52	<u>17,60</u>	-	<u>19,80</u>
XIII	-	-	-	27,70	4-10-52	22,60	-	-
Stade	51 ^V		P ^V		48 ^V		B ^V	
	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur
II	-	-	-	-	-	-	22-5-52	2,14
III	-	-	-	-	7-6-52	2,50	4-6-52	2,28
IV	-	-	-	-	16-6-52	3,00	21-6-52	2,64
V	29-5-52	3,57	-	3,92	27-6-52	3,42	3-7-52	3,07
VI	13-6-52	4,42	-	-	6-7-52	4,28	10-7-52	4,35
VII	26-6-52	5,35	-	5,71	17-7-52	5,35	16-8-52	6,28
VIII	6-7-52	6,78	-	7,14	20-8-52	6,50	17-9-52	7,28
IX	18-7-52	8,57	-	9,21	30-9-52	8,35	-	-
X	30-7-52	10,90	-	11,70	-	-	-	-
XI	5-8-52	13,60	17-9-52	14,00	-	-	-	-
XII	30-10-52	<u>16,50</u>	11-10-52	<u>18,40</u>	-	-	-	-

Nombre souligné d'un trait = longueur de l'animal après sa mue de puberté.

Tableau III bis.

LONGUEUR CÉPHALOTHORACIQUE DES FEMELLES
SUIVIES EN ÉLEVAGE A SÈTE (1950)
POUR LA DÉTERMINATION DU RANG DE LA MUE DE PUBERTÉ.

Stade	92 ^v		100 ^v		94 ^v	
	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur
I	-	-	-	-	-	-
II	3-6-50	2,23	-	-	-	-
III	12-6-50	2,92	6-6-50	2,44	5-6-50	2,30
IV	20-6-50	3,30	15-6-50	3,15	13-6-50	2,76
V	29-6-50	4,38	26-6-50	3,30	22-6-50	3,46
VI	8-7-50	5,61	9-7-50	3,92	1-7-50	4,15
VII	19-7-50	6,92	20-7-50	4,76	10-7-50	5,61
VIII	31-7-50	8,92	28-7-50	6,15	20-7-50	6,92
IX	18-8-50	11,15	16-8-50	8,07	31-7-50	9,07
X	14-9-50	13,69	10-9-50	9,76	20-8-50	11,84
XI	25-10-50	17,60	24-10-50	12,53	1-10-50	15,60
XII	10-11-50	<u>21,90</u>	5-11-50	<u>16,00</u>	-	-

Stade	60 ^v		90 ^v		Mégalope	
	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur	Date de mue	Longueur
I	-	-	-	-	9-5-50	1,46
II	-	-	29-5-50	1,84	17-5-50	1,84
III	1-6-50	2,38	5-6-50	2,07	25-5-50	2,15
IV	9-6-50	2,92	13-6-50	2,78	-	2,69
V	17-6-50	3,76	24-6-50	3,42	-	-
VI	27-6-50	4,84	3-7-50	4,21	-	-
VII	10-7-50	6,07	14-7-50	5,21	-	-
VIII	20-7-50	7,69	23-7-50	6,78	-	-
IX	31-7-50	10,00	10-8-50	8,78	-	-
X	27-8-50	13,00	31-8-50	11,14	-	-
XI	15-10-50	16,50	-	-	-	-

Nombre souligné d'un trait = longueur de l'animal après sa mue de puberté.

Tableau IV.

LONGUEUR CÉPHALOTHORACIQUE DU STADE I DE *Carcinus maenas* A SÈTE.

Crabes obtenus à partir de la Mégaloïpe		Crabes récoltés dans la nature	
Mesures à la chambre claire	Mesures au micromètre oculaire	Mesures à la chambre claire	Mesures au micromètre oculaire
1,64	1,70	1,71	1,81
1,50	1,67	1,50	1,65
1,57	1,64	1,57	1,67
1,64	1,67	1,57	-
1,57	1,51	1,64	-
1,64	1,75	1,50	-
1,57	1,61	1,57	-
1,57	1,54	1,57	-
1,64	1,65	1,57	1,62
1,57	1,73	1,64	1,62
1,57	1,74	1,64	1,58
1,50	1,69	1,64	1,69
1,64	1,78	1,57	1,86
1,64	1,58	1,64	1,70
1,64	-	1,57	1,67
1,64	-	1,57	1,58
1,64	-	1,57	-
1,64	-	1,42	-
1,57	-	1,50	-
Moyennes arithmétiques respectives	Moyennes arithmétiques respectives	Moyennes arithmétiques respectives	Moyennes arithmétiques respectives
1,59 1,59	1,70 -	1,57 1,57	1,71 1,66

- Mesures faites sur les animaux et non sur les exuvies.

Tableau V.

LONGUEUR CÉPHALOTHORACIQUE DU STADE II DE *Carcinus maenas* A SÈTE.

Stades II obtenus à partir des stades I		Stades II récoltés dans la nature	
Mesures à la chambre claire	Mesures au micromètre oculaire	Mesures à la chambre claire	Mesures au micromètre oculaire
2,21	2,18	2,14	2,23
1,92	2,16	2,14	2,22
1,92	2,10	2,14	-
1,85	1,97	2,07	-
2,07	1,97	2,14	2,21
1,85	1,97	2,14	2,34
1,92	-	2,14	2,25
2,14	-	2,07	-
-	-	2,00	2,12
-	-	2,21	2,54
-	-	2,00	2,08
-	-	1,92	2,54
-	-	2,00	-
-	-	2,00	2,18
-	-	2,00	-
-	-	2,07	2,02
-	-	2,00	2,00
-	-	2,07	2,02
-	-	2,00	-
-	-	1,92	-
-	-	2,00	-
-	-	2,07	-
-	-	2,00	-
-	-	2,07	-
-	-	2,14	-
-	-	2,07	-
-	-	2,21	-
Moyenne arithmétique	Moyenne arithmétique	Moyenne arithmétique	Moyenne arithmétique
1,98	2,05	2,06	2,21

Tableau VI.

LONGUEUR CÉPHALOTHORACIQUE DE 84 FEMELLES
CLASSÉES D'APRÈS L'ASPECT MACROSCOPIQUE DES OVAIRES.
Roscoff, août-septembre 1951.

Trans- parent	Trans- lucide	Crème	Jaune d'or	Orange	Rouge	Rouge
30,8	30,0	31,0	30,0	32,1	31,2	38,5
33,9	30,0	29,8	30,7	36,0	32,8	39,0
32,7	30,0	30,6	29,4	36,0	33,5	35,0
31,0	30,0	30,0	34,0	38,0	30,6	35,2
32,0	30,7	30,7	33,0	38,7	34,0	35,6
24,6	25,7	32,4	33,5	26,4	33,4	35,0
26,7	31,0	34,0	35,2	-	32,7	34,0
25,7	30,0	34,3	32,0	-	41,0	34,0
23,7	30,0	34,2	33,7	-	39,6	34,0
26,0	31,9	-	24,8	-	37,5	33,0
28,4	34,0	-	27,4	-	37,6	34,0
27,0	33,4	-	25,4	-	35,7	34,2
-	27,0	-	-	-	41,2	23,1
-	26,9	-	-	-	35,0	28,2
-	26,7	-	-	-	40,0	29,5

Tableau VII.

LONGUEUR CÉPHALOTHORACIQUE DE 79 FEMELLES
CLASSÉES D'APRÈS L'ASPECT MACROSCOPIQUE DES OVAIRES.

Roscoff, octobre 1951.

Trans- parent	Trans- lucide	Crème	Jaune d'or	Orange	Orange	Rouge
-	36,5	28,7	27,7	30,6	34,7	27,0
-	27,0	34,0	27,4	29,6	29,0	35,1
-	-	32,0	29,0	26,0	30,5	31,5
-	-	32,6	27,1	28,3	31,0	31,9
-	-	-	28,0	29,7	47,6	34,0
-	-	-	28,1	28,6	40,0	32,4
-	-	-	29,0	28,0	46,9	26,6
-	-	-	28,0	29,0	39,7	35,4
-	-	-	26,1	25,8	45,0	35,4
-	-	-	29,5	28,7	36,7	36,0
-	-	-	30,0	26,9	31,0	41,0
-	-	-	37,0	31,3	30,3	36,3
-	-	-	35,0	35,0	30,4	35,4
-	-	-	35,2	28,8	32,7	37,8
-	-	-	31,8	32,9	27,5	31,0
-	-	-	32,4	29,0	27,7	-
-	-	-	35,3	30,0	24,9	-
-	-	-	43,7	33,2	24,7	-
-	-	-	43,6	-	25,3	-
-	-	-	31,3	-	-	-
-	-	-	22,8	-	-	-

Tableau VIII.

ASPECT MACROSCOPIQUE DES OVAIRES DE 23 FEMELLES
EFFECTUANT LA MUE DE PUBERTÉ EN CAPTIVITÉ.
Roscoff, 1951.

Aspect des ovaires dans l'intermue : mue de puberté - 1 ^{re} mue post-pubérale				
Date de la mue de puberté	N° d'ordre de l'animal	Date de la dissection	Nbre de jours écoulés depuis la mue pubérale	Aspect des ovaires
21-7-51	70 b	3-8-51	13	translucides
20-7-51	40 b	3-8-51	14	blanchâtres
19-7-51	23 b	3-8-51	15	blanchâtres
18-7-51	4 b	3-8-51	16	jaune d'or
16-7-51	71 b	11-10-51	87	transparents (mais parasité)
17-7-51	1 b	5-11-51	-	ponte 29-10-51
16-7-51	6 b	5-11-51	112	jaune d'or
4-8-51	31 b	16-8-51	12	translucides
6-8-51	4 b	16-8-51	14	translucides
10-8-51	34 b	16-8-51	18	translucides
18-8-51	77 b	5-11-51	-	ponte 3-11-51
15-8-51	30 b	5-11-51	82	jaune d'or
19-8-51	35 b	5-11-51	78	jaune d'or
10-9-51	26 b	4-10-51	24	jaune d'or
2-9-51	18 b	4-10-51	32	jaune d'or
5-9-51	70 b	4-10-51	29	jaune d'or
5-9-51	31 b	7-10-51	32	blancs
5-9-51	66 b	7-10-51	32	jaune d'or
11-9-51	40 b	5-11-51	55	jaune d'or

Tableau IX.

Carcinus maenas ♀ DE ROSCOFF.

CROISSANCE RELATIVE DE L'ÉPAISSEUR, DE LA LARGEUR FRONTALE ET DE LA
LARGEUR DU CÉPHALOTHORAX EN FONCTION DE LA LONGUEUR CHEZ DES INDI-
VIDUS FEMELLES DE 6 A 50 MM DE LONGUEUR.

Grandeur étudiée	Grandeur référence	Nombre de femelles mesurées	Constante d'équilibre ou pente de la droite d'allométrie	Indice origine
Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$\beta \pm \sigma_\beta$
Ep.	L			
section 1	"	75	$1,055 \pm 0,013$	- 0,313
" 2	"	85	$1,006 \pm 0,014$	- 0,257
" 3	"	92	$0,925 \pm 0,015$	- 0,139
3 sections	"	252	$0,9979 \pm 0,003$	- 0,247 $\pm$ 0,00079
l.f.	L			
section 1	"	88	$0,801 \pm 0,010$	0,105
" 2	"	95	$0,814 \pm 0,012$	0,088
" 3	"	80	$0,786 \pm 0,029$	0,132
3 sections	"	263	$0,791 \pm 0,003$	0,116
l.	L			
section 1	"	106	$1,077 \pm 0,008$	0,027
section 2	"	94	$1,009 \pm 0,011$	0,099
" 3	"	121	$0,997 \pm 0,032$	0,115
3 sections	"	321	$1,024 \pm 0,003$	0,075 $\pm$ 0,00078

Tableau X.

Carcinus maenas ♀ DE SÈTE.

CROISSANCE RELATIVE DE L'ÉPAISSEUR, DE LA LARGEUR FRONTALE ET DE LA LARGEUR DU CÉPHALOTHORAX EN FONCTION DE LA LONGUEUR CHEZ DES INDIVIDUS FEMELLES DE 6 A 50 MM DE LONGUEUR.

Grandeur étudiée	Grandeur référence	Nombre de femelles mesurées	Constante d'équilibre ou pente de la droite d'allométrie	Indice origine
Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$\beta \pm \sigma_\beta$
Ep.	L			
section 1	"	94	1,020	- 0,252
" 2	"	110	0,924	- 0,126
" 3	"	107	0,925	- 0,112
3 sections	"	311	$0,9895 \pm 0,003$	$- 0,207 \pm 0,00071$
l.f.	L			
section 1	"	101	0,832	0,058
" 2	"	103	0,737	0,179
" 3	"	120	0,824	0,059
3 sections	"	324	$0,803 \pm 0,002$	0,085
l.	L			
section 1	"	70	1,006	0,088
" 2	"	91	1,006	0,096
" 3	"	81	0,963	0,162
3 sections	"	242	$1,018 \pm 0,004$	$0,072 \pm 0,00089$

Tableau XI.

Carcinus maenas ♂ DE ROSCOFF.

CROISSANCE RELATIVE DE L'ÉPAISSEUR, DE LA LARGEUR FRONTALE ET DE LA
LARGEUR DU CÉPHALOTHORAX EN FONCTION DE LA LONGUEUR CHEZ DES INDI-
VIDUS MÂLES DE 6 A 50 MM DE LONGUEUR.

Grandeur étudiée	Grandeur référence	Nombre de mâles mesurés	Constante d'équilibre ou pente de la droite d'allométrie	Indice origine
Y	X	N	$a \pm \sigma_a$	$\beta \pm \sigma_\beta$
Ep.	L			
section 1	"	46	1,041	- 0,308
" 2	"	63	1,026	- 0,287
" 3	"	29	0,958	- 0,201
3 sections	"	138	$1,000 \pm 0,004$	$- 0,263 \pm 0,0009$
l.f.	L			
section 1	"	43	0,788	0,120
" 2	"	46	0,791	0,114
" 3	"	45	0,823	0,074
3 sections	"	134	$0,804 \pm 0,012$	$0,100 \pm 0,002$
l.	L			
section 1	"	40	1,026	0,075
" 2	"	72	1,029	0,074
" 3	"	36	0,969	0,166
3 sections	"	148	$1,028 \pm 0,003$	0,075

Tableau XII.

Carcinus maenas ♂ DE SÈTE.

CROISSANCE RELATIVE DE L'ÉPAISSEUR, DE LA LARGEUR FRONTALE ET DE LA
LARGEUR DU CÉPHALOTHORAX EN FONCTION DE LA LONGUEUR CHEZ DES IN-
VIDUS MÂLES DE 6 A 50 MM DE LONGUEUR.

Grandeur étudiée	Grandeur référence	Nombre de mâles mesurés	Constante d'équilibre ou pente de la droite d'allométrie	Indice origine
Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$\beta \pm \sigma_\beta$
Ep. section 1	L "	98	1,040	- 0,272
" 2	"	111	0,969	- 0,193
" 3	"	60	1,013	- 0,264
3 sections	"	269	$0,987 \pm 0,002$	$- 0,218 \pm 0,0006$
l.f. section 1	L "	83	0,841	0,047
" 2	"	101	0,767	0,136
" 3	"	57	0,858	0,004
3 sections	"	241	$0,816 \pm 0,0075$	$0,071 \pm 0,001$
l. section 1	L "	84	1,024	0,065
" 2	"	105	1,005	0,090
" 3	"	101	1,019	0,067
3 sections	"	290	$1,013 \pm 0,002$	0,077

Tableau XIII.

COMPARAISON STATISTIQUE DES COEFFICIENTS D'ALLOMÉTRIE HOMOLOGUES
POUR LES FEMELLES DE ROSCOFF ET DE SÈTE.

Grandeurs comparées	$\alpha \pm \sigma_\alpha$		$\beta \pm \sigma_\beta$		Différence de position
	Roscoff	Sète	Roscoff	Sète	
Ep.	$0,9979 \pm 0,003$	$0,9895 \pm 0,003$	$-0,247 \pm 0,00079$	$-0,207 \pm 0,00071$	significative
l.	$1,024 \pm 0,003$	$1,018 \pm 0,004$	$0,075 \pm 0,00078$	$0,072 \pm 0,00089$	significative
l.f.	$0,791 \pm 0,003$	$0,803 \pm 0,002$	$0,116$	$0,085$	

Tableau XIV.

COMPARAISON STATISTIQUE DES COEFFICIENTS D'ALLOMÉTRIE HOMOLOGUES
POUR LES MÂLES DE ROSCOFF ET DE SÈTE.

Grandeurs comparées	$\alpha \pm \sigma_\alpha$		$\beta \pm \sigma_\beta$		Différence de position
	Roscoff	Sète	Roscoff	Sète	
Ep.	$1,000 \pm 0,004$	$0,987 \pm 0,002$	$-0,263 \pm 0,0009$	$-0,0218 \pm 0,0006$	significative
l.	$1,028 \pm 0,003$	$1,013 \pm 0,002$	$0,075$	$0,077$	significative
l.f.	$0,804 \pm 0,012$	$0,816 \pm 0,0075$	$0,100 \pm 0,002$	$0,071 \pm 0,001$	significative

Tableau XV.
COMPARAISON STATISTIQUE DES COEFFICIENTS D'ALLOMÉTRIE HOMOLOGUES
POUR LES MÂLES ET LES FEMELLES DE ROSCOFF.

Grandeurs comparées	$\alpha \pm \sigma_\alpha$		Différence de pente	$\beta \pm \sigma_\beta$		Différence de position
	σ^7	φ		σ^7	φ	
Ep.	$1,000 \pm 0,004$	$0,9997 \pm 0,003$	non significative	$-0,263 \pm 0,0009$	$-0,247 \pm 0,0007$	significative
l.	$1,028 \pm 0,003$	$1,024 \pm 0,003$	non significative	0,075	0,075	
l.f.	$0,804 \pm 0,0038$	$0,791 \pm 0,002$	significative	0,100	0,116	

Tableau XVI.
COMPARAISON STATISTIQUE DES COEFFICIENTS D'ALLOMÉTRIE HOMOLOGUES
POUR LES MÂLES ET LES FEMELLES DE SÈTE.

	$\alpha \pm \sigma_\alpha$		Différence de pente	$\beta \pm \sigma_\beta$		Différence de position
	σ^7	φ		σ^7	φ	
Ep.	$0,987 \pm 0,003$	$0,989 \pm 0,0029$	non significative	$-0,218 \pm 0,0007$	$-0,207 \pm 0,0007$	significative
l.	$1,013 \pm 0,002$	$1,018 \pm 0,0025$	non significative	$0,077 \pm 0,0005$	$0,072 \pm 0,0005$	significative
l.f.	$0,816 \pm 0,006$	$0,803 \pm 0,005$	non significative	$0,071 \pm 0,001$	$0,085 \pm 0,001$	significative

Tableau XVII.

COMPARAISON ENTRE LA LONGUEUR DES ANTENNES DES FEMELLES ADULTES
DE SÈTE ET DE ROSCOFF.

Roscoff						Sète					
Longueur céphalo- thoracique	Nombre d'ani- maux	Nbre d'arti- cles des antennes		Longueur des antennes		Longueur céphalo- thoracique	Nombre d'ani- maux	Nbre d'arti- cles des antennes		Longueur des antennes	
		droite	gauche	droite	gauche			droite	gauche	droite	gauche
27	1	-	27	-	8	21	1	28	-	8	-
28	1	21	-	7,5	-	25	1	32	28	9	10
30	2	26	27	9	8,3	26	2	-	30	-	9,2
31	2	31	26	9	9	27	2	27	29,5	9,7	9,5
32	1	24	-	8,5	-	29	1	-	29	-	12
33	5	27	26,5	9,3	9,5	30	1	26	-	8	
34	5	24	25	9,6	8,7	32	1	31	30	10,5	10,5
35	2	27	26	8,5	8	35	1	-	27	-	11
36	2	20	22	9,5	9,5	36	1	-	31	-	11,5
37	1	25	28	10	9,5	38	2	31,5	31	13	11
38	1	20	23	11	11	40	2	33,5	-	12	-
39	2	-	24	-	8	41	1	28	24	11	10
40	1	-	26	-	-	-	-	-	-	-	-

Tableau XX.

DÉLAIS D'INTERMUES ET LONGUEURS CÉPHALOTHORACIQUES
DES STADES DE CROISSANCE DES FEMELLES DE SÈTE.

Stade	Fin mai - Mi-octobre 1950			Fin avril - Mi-août 1952		
	Nombre de jours	Nombre d'animaux	Longueur	Nombre de jours	Nombre d'animaux	Longueur
II	8	2	2,03	16,5	2	2,14
III	8,2	5	2,42	15,5	2	2,60
IV	9,6	5	2,96	9,5	2	3,03
V	10	5	3,66	12,3	3	3,56
VI	11	5	4,54	11,6	3	4,40
VII	9,8	5	5,71	8,6	3	5,47
VIII	15,4	5	7,29	10,3	3	6,87
IX	24	5	9,41	18,3	3	8,80
X	44	5	11,88	18,3	3	11,3
XI		4	15,55		3	14,4

Tableau XXI.

DÉLAIS D'INTERMUES ET LONGUEURS CÉPHALOTHORACIQUES
DES STADES DE CROISSANCE DES FEMELLES DE ROSCOFF — 1953.

Stade	Fin juin-fin août début septembre			Fin juin-fin août			Début juillet- fin-août		
	Nbre de jours	Nbre d'anim.	Lon- gueur	Nbre de jours	Nbre d'anim.	Lon- gueur	Nbre de jours	Nbre d'anim.	Lon- gueur
IV	12	5	2,8						
V	18,6	5	3,5	11	4	3,6	11,3	3	3,2
VI	13,6	5	4,3	14,5	4	4,6	14,6	3	4,2
VII	17,6	5	5,6	14	4	6,7	13,3	3	5,4
VIII	19,3	3	8,1	20	4	8,4	20,3	3	7,3
IX		2	10,2		2	11		1	10,5
X			13,2			14,3			13,6
XI			17,1			18,5			17,6
XII			22,2			24,05			22,8
XIII			28,8			31,2			29,6

Tableau XXIII.

LONGUEUR CÉPHALOTHORACIQUE DES STADES DE CROISSANCE
DE *Carcinus maenas* A ROSCOFF.

Stade	N et L	Récolte				Elevage			
		s.i.	♂	♀	s.d.s.	s.i.	♂	♀	s.d.s.
I	N L	16 1,54	4 1,65	1 1,64	21 1,57				
II	N L	3 1,95	2 2,10	2 2,10	7 2,03	5 1,95	5 1,93	1 2	11 1,94
III	N L	1 2,14	1 2,14	1 2,21	3 2,16		7 2,42	3 2,37	10 2,41
IV	N L		3 2,83	5 2,84	8 2,83		11 2,92	5 2,75	16 2,87
V	N L		5 3,3	6 3,4	11 3,35		12 3,43	11 3,51	23 3,47
VI	N L						12 4,27	13 4,35	25 4,31
VII	N L						11 5,43	13 5,73	24 5,61
VIII	N L						7 7,12	11 7,85	18 7,57
IX	N L						7 9,9	8 10,52	15 10,24

Tableau XXII bis.

LONGUEUR DE LA CARAPACE DU *Carcinus maenas* DE SÈTE D'APRÈS VEILLET.

Stade	Longueur
I	1,92
II	2,40
III	3,00
IV	3,75
V	5,00
VI	6,50
VII	8,50
VIII	11,00
IX	14,30
X	18,20
XI	23,40
XII	29,50
XIII	37,50
XIV	47,00

Tableau XXIII bis.

LONGUEUR DE LA CARAPACE DU *Carcinus maenas* DE PLYMOUTH D'APRÈS SHEN.

Stade	Longueur	
	♂	♀
M	1,77	1,74
I	1,92	1,87
II	2,38	2,33
III	3,10	2,91
IV	3,83	3,67
V	4,90	4,99
VI	6,22	6,42
VII	8,10	8,54
VIII	10,60	10,94
IX	14,37	14,60

Tableau XXIV.

INDICE MOYEN DE FÉMINISATION DES DIFFÉRENTS STADES DE CROISSANCE
DES ♀.

Sète			Roscoff		
Stade	R	Nombre de ♀	Stade	R	Nombre de ♀
I	1,40	40	I	1,41	11
II	1,41	23	II	1,46	16
III	1,48	5	III	1,50	4
IV	1,50	6	IV	1,52	8
V	1,49	7	V	1,52	17
VI	1,50	7	VI	1,51	13
VII	1,45	8	VII	1,47	13
VIII	1,40	8	VIII	1,42	11
IX	1,33	7	IX	1,38	7
X	1,27	6	X	1,33	7
XI	1,24	5	XI	1,29	7
XII	1,15	4	XII	1,22	7

Tableau XXV.

FEMELLES PRÉPUBÈRES OPÉRÉES LE 13-7-1951.

Numéro d'ordre	Date de mue	Date de ponte	Date de la mort	Morphologie de l'abdomen
67	-	14-8-1951	-	pubère - soies courtes
66	-	17-8-1951	-	impubère
64	-	18-8-1951	-	pubère - soies courtes
63	-	(22-8-1951	-	impubère
		(4-10-1951	-	
65	-	27-8-1951	-	impubère
62	-	27-8-1951	-	impubère
69	22-7-1951	-	22-7-1951	impubère
70	-	-	25-7-1951	impubère

Tableau XXVI.

FEMELLES PRÉPUBÈRES OPÉRÉES LE 8-9-1951.

Date de mue	Nombre de mues
14-9-1951	3
15-9-1951	3
24-9-1951	{ 1
	{ 1 mort en muant
25-9-1951	1
26-9-1951	1
7-10-1951	{ 1
	{ 1 mort en muant
8-10-1951	2
10-10-1951	2
14-10-1951	2

Tableau XXVII.

MORTALITÉ DES FEMELLES OPÉRÉES LE 8-9-1951 A L'ÉTAT PRÉPUBÈRE.

Mort de femelles adultes		
Date de mue	Date de la mort	Temps de survie
14-9-1951	22-9-1951	8 jours
24-9-1951	24-9-1951	-
7-10-1951	7-10-1951	-
26-9-1951	12-10-1951	16 jours
25-9-1951	22-10-1951	27 jours
24-9-1951	23-10-1951	29 jours
14-10-1951	28-10-1951	14 jours
7-10-1951	28-10-1951	21 jours
Mort de femelles prépubères		
Date de la mort	Nombre de morts	
27-9-1951	2	
12-10-1951	1	
13-10-1951	1	
14-10-1951	2	
16-10-1951	1	
18-10-1951	4	
19-10-1951	2	
22-10-1951	1	
23-10-1951	1	
27-10-1951	1	
31-10-1951	1	
1-11-1951	2	
2-11-1951	}	Dissection des 7 femelles survivantes
3-11-1951		

Tableau XXVIII.

ÉTAT OVARIEN ET MORPHOLOGIE DE L'ABDOMEN
APRÈS UNE MUE POST-OPÉRATOIRE DES FEMELLES PRÉPUBÈRES OPÉRÉES LE 8-9-1951.

N° d'ordre	Date de mue	Date de la mort ou de la dissection	État des ovaires	Caractères de l'abdomen
70 b	14-9-1951	22-9-1951	blancs, peu volumineux	soies
71 b	26-9-1951	12-10-1951	rouges et envahissants	soies
26 b	24-9-1951	23-10-1951	blancs, peu volumineux	soies
64 b	25-9-1951	22-10-1951	blancs, importants	soies
28 b	14-10-1951	28-10-1951	blanc-crème, peu volumineux	pas de soies
W	7-10-1951	28-10-1951	blancs, peu volumineux	pas de soies
N	10-10-1951	'3-11-1951	blancs	pas de soies
27 b	14-10-1951	'3-11-1951	jaune d'or	soies
67 b	15-9-1951	'3-11-1951	blancs, volumineux	soies
66 b	8-10-1951	'3-11-1951	jaunes	pas de soies

* = Animaux disséqués.

Tableau XXIX.

FEMELLES DE 16 A 18 MM DE LONG.

N° d'ordre	Date de l'ablation	Date de mue	Date de ponte	Date de la mort
3 b	8-4-1952	(7-4-1952 7-5-1952	10-10-1952	-
4 b	8-4-1952	(6-4-1952 5-5-1952	-	31-5-1952
5 b	9-4-1952	(7-4-1952 29-4-1952	- 7-6-1952	- 28-6-1952

Tableau XXX.

ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES
SUR DES FEMELLES DE 10 A 12 MM DE LONG.

Opérés le 30-6-1952			Témoins		
N° d'ordre	Date de mue	Date de la mort	N° d'ordre	Date de mue	Date de la mort
Z	5-7-1952	5-8-1952	81	3-7-1952 19-7-1952 10-8-1952	1-9-1952 tué
97	7-7-1952	18-7-1952	111	2-7-1952 5-8-1952	16-8-1952 tué
79	7-7-1952	26-9-1952 tué	66	4-7-1952 18-7-1952 1-8-1952	12-8-1952 tué
80	8-7-1952	26-9-1952 tué	73	21-7-1952 8-10-1952	-
113	9-7-1952 1-8-1952	11-8-1952	L	27-7-1952 13-10-1952	
K	-	2-7-1952	71	3-7-1952	18-7-1952 tué

Tableau XXXI.
FRÉQUENCE DE LA PONTE.

N° d'ordre	Date de l'opération	Date de mue	Date de ponte	Etat des ovaires à la dissection
'63	13-7-1951	-	22-8-1951 4-10-1951	Ovules développés le 12-10-1951
'64	20-6-1953	-	30-7-1953 9-9-1953 30-10-1953	-
"25	10-6-1953	21-6-1953 20-7-1953	4-8-1953 16-9-1953 17-11-1953	Ovules peu développés le 16-12-1953
"27	10-6-1953	14-7-1953	15-8-1953 27-9-1953	Ovules bien développés le 1-12-1953
"14	10-6-1953	15-6-1953	29-7-1953 7-9-1953	Ovules développés le 5-10-1953
15 ov.	10-6-1953	7-7-1953	24-7-1953 8-8-1953 8-11-1953	Ovules en formation le 19-11-1953
4 ov.	23-2-1954	-	24-4-1954 15-6-1954	
16 ad.	23-2-1954	-	24-3-1954 29-5-1954	

' = femelles restées prépubères.
" = femelles devenues adultes
ov. = ovières.
ad. = adultes.

Tableau XXXII.

ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR *Carcinus maenas* MÂLES.

Ablation du 19 Avril 1952					
N° d'ordre	Longueur céphalo-thoracique	Date de mue	Date de la mort	Longueur céphalo-thoracique	État des testicules
52 v	10,3	-	20-5-1952	-	-
101 v	10,0	-	21-5-1952	-	-
96 v	12,4	-	29-5-1952	-	-
13	10,0	24-5-1952	5-6-1952	13,2	développés, granules transparents
12	10,6	20-5-1952	6-6-1952	13,8	-
E	11,0	11-5-1952	18-5-1952	13,6	-
6 ³	13,0	18-5-1952	20-5-1952 tué	17,8	développés, trainées blanches
2 ³	13,0	5-5-1952	7-6-1952	18,0	assez apparents
10	13,0	(18-5-1952 17-6-1952	19-6-1952	22,2	développés, trainées blanches
9 ³	13,8	6-5-1952	26-6-1952	26,0	très volumineux, blancs
Ablation du 17 Mai 1952					
15	13,0	1-6-1952	23-6-1952 tué	17,4	très volumineux zones blanches
4	15,0	-	11-8-1952	19,0	très développés zones blanches
18	13,7	19-5-1952	19-6-1952	20,7	très développés zones blanches

Tableau XXXIII.

ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR DE JEUNES MÂLES.

Opérés le 23 -9-1952			Témoins		
N° d'ordre	Date de mue	Date de la mort	N° d'ordre	Date de mue	Date de la mort
71 ▼	-	24-9-1952	112 ▼	4-10-1952	-
86 ▼	-	4-10-1952	67 ▼	8-10-1952	14-11-1952 tué
61 ▼	-	7-10-1952	R ▼	10-10-1952 19-11-1952	19-11-1952 tué
65 ▼	-	13-11-1952 tué	66 ▼	12-10-1952	-
106 ▼	-	14-11-1952	S ▼	22-10-1952	18-11-1952 tué
57 ▼	7-10-1952 14-11-1952	14-11-1952	T ▼	23-10-1952	-
46 ▼	-	17-11-1952 tué	-	-	-
54 ▼	12-11-1952	18-11-1952	-	-	-

Tableau XXXIV.

ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES SUR DES FEMELLES DE 10 A 12 MM,
LE 8-8-1951.

N° d'ordre	Date de mue	Long. céphalo- thoracique des exuvies	Taux de croissance	R	Durée d'intermue
1 b	10-8-1951	12,8		1,35	17 jours
	27-8-1951	16,3	27,3 %	1,29	32 jours
	28-9-1951	23,0	41,1 %	1,21	
	mort en muant				
2 b	12-8-1951	13,0		1,38	17 jours
	29-8-1951	16,5	26,9 %	1,27	34 jours
	2-10-1951	25,7	55,7 %	1,15	
	mort en muant abd. décroché				
3 b	25-8-1951	13,4		1,34	19 jours
	13-9-1951	18,6	38,8 %	1,21	
	accoupl.	26,4	41,9 %		
4 b	28-8-1951	13,4		1,37	22 jours
	19-9-1951	18,2	35,8 %	1,20	
		25,7	41,2 %	1,18	
5 b	10-8-1951	11,0			16 jours
	26-8-1951	13,2	20 %	1,29	20 jours
	15-9-1951	18,7	38,6 %	1,23	30 jours
	15-10-1951 acc.	26,0	42 %	1,15	
		35,5	36,5 %	1,09	
6 b	15-8-1951	10,9		1,32	21 jours
	5-9-1951	15,2	39,4 %	-	24 jours
	29-9-1951 acc.	21,5	41,4 %	1,23	
	23-10-1951 mort	30,4	41,3 %	1,14	
7 b	11-8-1951	11,0		1,36	15 jours
	26-8-1951	13,7	24,5 %	1,33	20 jours
	15-9-1951 acc.	19,3	40,8 %	1,25	
	21-10-1951	26,9	39,3 %	1,13	
8 b	19-8-1951	10,9		1,33	36 jours
	25-9-1951	19,6		1,24	34 jours
	29-10-1951 acc	26,3	28,9 %	1,16	
		33,0		1,13	

Tableau XXXIV bis.

ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES
SUR DES FEMELLES DE 10 A 12 MM., LE 8-8-1951.

Date de la première mue post-opératoire	Taux de croissance
10-8-1951	27,3 %
10-8-1951	20,0 %
11-8-1951	24,5 %
12-8-1951	26,9 %
15-8-1951	39,4 %
25-8-1951	38,8 %
28-8-1951	35,8 %

Tableau XXXV.

RAPPORT ENTRE L'ÉTAT DE L'ABDOMEN
ET LES DATES DE MUES DES FEMELLES PRÉPUBÈRES OPÉRÉES.

Femelles sans soies		Femelles avec soies	
N° d'ordre	Date de mue	N° d'ordre	Date de mue
28 b	14-10-1951	70 b	14-9-1951
W	7-10-1951	T	26-9-1951
N	10-10-1951	26 b	24-9-1951
66 b	8-10-1951	64 b	24-9-1951
-	-	67 b	15-9-1951
-	-	27 b	14-10-1951

Tableau XXXVI.

ABLATION DES PÉDONCULES OCULAIRES
SUR DES FEMELLES ADULTES NON OVIGÈRES ET OVIGÈRES.

Femelles adultes non ovigères						
Date de l'ablation	N° d'ordre	Date de mue	Date de ponte	Date de mue	Date de la mort	État des ovaires
23-2-1954	9				1-5-1954	q sacc., ov. jaunes
"	10				29-4-1954	q sacc., ov. jaunes
"	11				15-4-1954	ov. en maturation. mue préparée
"	12				10-3-1954	q sacc., ov. jaunes
"	13				14-4-1954	ovaires rouges
"	14		(24-3-1954 29-5-1954 27-3-1954		19-6-1954	ov. jaunes d'or
"	15				5-6-1954	ovaires rouges
"	16				20-5-1954	q sacc., ov. jaunes
"	17				21-5-1954	q sacculinée
"	18				2-3-1954	q sacc., ov. jaunes
12-3-1954	7				30-3-1954	ovaires rouges
"	8	8-4-1954	18-5-1954	14-6-1954	18-6-1954	
"	12				13-4-1954	ovaires rouges
"	18				17-5-1954	ov. peu développés
"	19				9-4-1954	mort en muant
"	20				6-4-1954	ov. jaune pâle mort en muant
"	21	11-4-1954			17-4-1954	
"	29	8-4-1954			13-5-1954	ovaires rouges
"	31	8-4-1954			17-5-1954	mort en muant
"	32	17-4-1954	1-6-1954		3-6-1954	ovaires jaunes
20-6-1953	B ₂		7-8-1953	9-9-1953		
Femelles adultes ovigères						
12-3-1954	1				1-7-1954	ovaires rouges
"	25		23-5-1954	22-6-1954	22-6-1954	
"	26					
23-2-1954	2		24-4-1954		2-5-1954	
"	3		30-4-1954			
"	4		(24-4-1954 15-6-1954		24-6-1954	
"	5				21-5-1954	ov. jaune pâle
"	6				30-3-1954	ovaires jaunes
"	8				8-3-1954	ov. translucides
"	7				25-2-1954	
10-6-1953	A ₂	7-7-1954	7-8-1954			

Tableau XXXVII.

ESSAIS DE GREFFES DE GLANDES SINUSAIRES.

Date	Animaux mâles privés de pédoncules oculaires le 24-9-1952						Anim. o privés de pédon- cules oculaires le 24-9- 52 + greffes de gl. sinus			
	J	95 v	47 v	1 v	83	104 v	2 v	77 v	93 v	110 v
25-9-52	-	-	-	mort	mue	mort	-	-	-	-
27-9-52	mue	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29-9-52	-	-	-	-	-	-	2 g o	2 g o	mue	2 g o
30-9-52	-	mue	-	-	-	-	-	-	-	-
2-10-52	-	-	-	-	-	-	2 g q	2 g q	2 g q	2 g q
6-10-52	-	-	-	-	-	-	2 g q	2 g q	2 g q	2 g q
9-10-52	-	-	-	-	-	-	2 g q	2 g o	2 g q	2 g q
16-10-52	-	-	-	-	-	-	-	2 g q	2 g o	1 g o
20-10-52	-	-	mue	-	mue	-	mort	-	-	-
21-10-52	-	-	-	-	-	-	-	2 g q	2 g q	1 g q
24-10-52	-	-	-	-	-	-	-	2 g o	mort	2 g q
28-10-52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2 g o
29-10-52	mue	-	-	-	-	-	-	-	-	mort
5-11-52	-	-	-	-	-	-	-	mort	-	-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Télémorphoses et troubles physiologiques causés sur les végétaux
par le 2,4-D.

Vu et approuvé :

Nancy, le 31 Mai 1955.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
E. URION

Vu et permis d'imprimer :

Nancy, le 1^{er} Juin 1955.

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE NANCY,
G. MAYER

